

化学生态学前沿

Frontiers of Chemical Ecology

主编 孔垂华 娄永根

高等教育出版社









现代生态学前沿

化学生态学前沿

Frontiers of Chemical Ecology

主编　孔垂华　娄永根

HUAXUE SHENGTAIXUE QIANYAN








高等教育出版社·北京
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

内容简介

化学生态学是一个多学科相互融合的交叉学科，主要针对生物种间、种内以次生代谢物质为媒介的化学关系，探讨生物间的化学联系及其作用机制，为减轻农药污染、有害生物治理、生物多样性保护、生物资源合理利用和其他生态环境问题提供新视野和途径。本书以从分子到生态系统的尺度介绍植物、动物和微生物的化学生态学基础知识和研究进展。本书作者在掌握国内外研究动态的基础上，通过具体的研究实例和对自然现象的剖析，综述了化学生态学在生态系统中的功能意义及其应用潜力，提出各自研究领域的科学问题和发展方向。本书特别适合生物学、生态学、资源环境和植物保护学等相关专业的学生和学者学习参考。

图书在版编目(CIP)数据

化学生态学前沿/孔垂华，娄永根主编．—北京：高等教育出版社，2010.7

ISBN 978－7－04－028825－4

Ⅰ.①化… Ⅱ.①孔…②娄… Ⅲ.①化学：生态学－研究生－教材 Ⅳ.①Q149

中国版本图书馆CIP数据核字(2010)第060625号

策划编辑 李冰祥 **责任编辑** 张晓晶 **封面设计** 王凌波
责任绘图 尹 莉 **版式设计** 张 岚 **责任校对** 金 辉
责任印制 毛斯璐

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010－58581118
社　　址	北京市西城区德外大街4号	咨询电话	400－810－0598
邮政编码	100120	网　　址	http://www.hep.edu.cn
			http://www.hep.com.cn
		网上订购	http://www.landraco.com
经　　销	蓝色畅想图书发行有限公司		http://www.landraco.com.cn
印　　刷	北京中科印刷有限公司	畅想教育	http://www.widedu.com
开　　本	787×1092 1/16	版　　次	2010年7月第1版
印　　张	38.5	印　　次	2010年7月第1次印刷
字　　数	780 000	定　　价	69.00元

物料号 28825－00

主　　编

孔垂华　中国农业大学，中国科学院沈阳应用生态研究所

娄永根　浙江大学

编　　委

（以姓氏拼音为序）

陈宗懋　中国农业科学院茶叶研究所

高微微　中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所

韩宝瑜　中国农业科学院茶叶研究所

胡　飞　华南农业大学

黄勇平　中国科学院植物生理生态研究所

黎胜红　中国科学院昆明植物研究所

李锋民　中国海洋大学

李绍文　北京大学

马永清　西北农林科技大学，中国科学院水利部水土保持研究所

孙晓玲　中国农业科学院茶叶研究所

万方浩　中国农业科学院植物保护研究所

王琛柱　中国科学院动物研究所

王　朋　中国科学院沈阳应用生态研究所

徐效华　南开大学

杨立学　东北林业大学

余柳青　中国水稻研究所

张茂新　华南农业大学

张永军　中国农业科学院植物保护研究所

张　真　中国林业科学院



目录



序

化学生态学是现代生态学的一个重要分支学科

生态学经过100多年的发展目前已突破传统生态学的学科界限。现代生态学正以多维视野尺度与多学科融合交叉,并成为支撑21世纪可持续发展的核心学科之一。探讨、揭示生物种间、种内以化学物质为媒介的相互关系的化学生态学正是生态学与化学融合交叉的学科,是现代生态学的一个重要分支学科。

从1959年昆虫信息素的发现,至近来适宜化学分析工具的发展,化学生态学不断取得重要进展。尽管在这个学科中昆虫方面的研究一直是走在前面,但是随之而来的是越来越多的学者将研究伸向那些化学信息起着相当重要作用的所有生态系统。研究的范围涉及微生物、藻类、高等植物、鱼类、两栖动物、爬行动物,甚至人类本身。如此复杂的研究对象,相似的规律出现于完全不同的生物门类之间,它们能够通过化学信息进行联系并实施化学防护。随着化学生态学基础研究的深入,应用技术也得到相应的发展,早在20世纪80年代昆虫信息素应用技术就已成熟并商业化,目前对农业昆虫的预测、预报以及通过诱捕调节昆虫种群数量等应用技术都十分引人注目。

生物之间的化学关系是自然界的普遍关系,甚至有一种说法,生物间的关系,其实就是化学关系。各种生态要素相互作用关系,直接或间接地也是一种化学作用关系。化学生态作用体现在生物的各个组织层次,包括个体、种群、群落和生态系统。而生物个体之间化学生态作用是目前研究最为详尽的。如昆虫通过释放微量的化学物质,招引异性、告警、标记路径和巢穴,并能影响其他同种个体的发育和行为。在种群尺度上,植物种间、种内通过向环境中释放次生代谢物质产生化感作用,一个植物种的代谢产物影响草食者的取食强度,这些都是十分常见的生态学现象。虽然经典的种群生态学将生物物种间的相互作用类型划分成中性、竞争、偏害、捕食、寄生、偏利和互利等,但这些关系都是依据物种间相互作用的结果划分,而它们之间的相互作用的过程和实质并没有涉及,很多情况下人们还不能理解某个特定物种组合之间通过什么样的纽带产生相互作用。为什么一些昆虫只取食某一种或几种植物,而对其他植物很少光顾?一些昆虫取食的植物和它们所在产卵的植物为什么会全然不一样?尤其是在某些物种之间的竞争关系并不是永恒的,而是随着时间、空间或环境条件发生变化,为什么会产生这些变化?而它们之间的本质联系又是什么?对于这些问题我们都可以通过化学生态学的研究给予实质性

回答。

群落生态学所讨论的种间关联、物种分布、群落演替过程、群落多样性的形成同样包含化学生态过程。群落演替的早期阶段演替基质的N含量较低，先锋植物种或早期植物种一般都是对N需求较低的种，后期演替种入侵的速率取决于土壤N积累的速率。根据现代植物化感作用先驱Rice教授等在美国俄克拉何马和堪萨斯的研究，弃耕地演替的第一阶段是先锋杂草，从第二阶段起演替各阶段植物种之间的更替顺序就是N需求增加的顺序。早期植物产生的酚酸对第一阶段植物种产生抑制，但对第二阶段植物种没有影响甚至有促进作用；更重要的是早期植物种的根系分泌物、叶的渗滤液和腐解物对固氮菌（*Azotobacter*）和根瘤菌（*Rhizobium*）产生抑制，阻碍了土壤N的积累速率。进一步研究发现，这些毒性物质的作用机理是抑制根瘤菌的发育和血红蛋白的形成，这对于固N共生体的固N功能来说是至关重要的，这些早期植物种通过化感物质限制立地土壤的N积累滞缓了后期植物种的演替进程。

生态系统尺度的化学生态过程体现在生产者、消费者和分解者以及功能组分之间的相互作用。生产者植物与植物之间通过次生代谢物质产生相互影响，如种间的化感抑制作用，种内的自毒作用以及专性寄生植物与寄主植物之间的相互促进作用等。生产者植物还通过次生代谢产物与消费者之间产生化学生态关系，或防御昆虫取食，或招引传媒传粉受精。同样，消费者动物之间也通过信息素产生相互作用。许多作物受到取食伤害后释放挥发物吸引捕食性天敌，这种次生代谢物质在三级营养关系中的作用是生态系统中的化学生态关系的最佳体现。

其实化学生态学现象和原理很早就被认识并付诸实践，贾思勰的《齐民要术》就记载了我们的祖先3 000多年以前就开始使用植物性的杀虫剂。这些实用技术的形成原本是通过偶然的观察和实践总结出来的，然而自然界的现象是纷繁复杂的，人们对自然界不同领域的认识也是不均衡的。赤松林下的雨水和露珠对生长在林下的作物有害，胡桃树之所以毒害其树冠下的植物，是化感物质胡桃醌作用的缘故。苜蓿连作产量下降，是因为水溶性的自毒物质的存在，类似的还发现苹果树和桃树等果树也存在连作产量下降的问题。凡此种种，在与人类生存发展相关的各类生态系统中化学生态关系纷繁复杂，而这些化学生态关系的基础研究和技术开发对于生态系统的管理是十分重要的。

生物多样性是自然界生物种间长期以来相互竞争、相互依赖、协同进化的结果，也是生态系统的基本功能之一。随着化学生态学的发展，我们有必要进一步探索物种间的化学生态关系，了解生态系统各主要功能组分间化学关系的本质，阐明导致组分间化学生态物质的组成、结构、转化的过程及其作用方式等，通过人工合成这些化学生态物质对受损生态系统进行调控，重建种间的相互依存或相互制约的关系，恢复生态系统的多样性功能。同时，对于人工生态系统，特别是那些组成相对单一的农、林生态系统，化学生态学原理的实践则可以避免化学合成农药所带来的负面生态效应和环境影响。特别是植物种间化感作用或自毒作用的研究将有

助于作物或树种间关系的认知，并用于指导作物混作、树种混交以及农林复合生态系统的经营与管理。早在20世纪50年代末60年代初，我们在湖南会同林区总结群众营造杉木[*Cunninghamia lanceolata*(Lamb.)Hook]人工林速生丰产经验时发现：杉木人工纯林连作导致退化的三耕土中，香草醛的氧化代谢能力比头耕土高，推测土壤中存在香草醛类毒性物质积累，并做了大量土壤毒性的生物测定，结果显示，杉木人工纯林连栽的土壤对杉木和其他作物种子发芽以及幼苗的生长产生抑制作用，因此提出了杉木人工纯林地力衰退的毒性机理假说。这一研究发现在当时国内生态学研究领域中是最早的，但由于当时的历史条件、研究手段的限制，没有能够从土壤当中直接分离鉴定出产生自毒作用的次生代谢物质，并对种类组成和物质结构进行分析。可喜的是，最近孔垂华教授率其团队从中国科学院湖南会同森林生态实验站的2 000 kg杉木连栽土壤中成功地分离鉴定了新的环二肽毒素，这为进一步阐明杉木人工纯林连栽后林地土壤地力衰退的化学生态学关系奠定了有利的基础。

化学作为一门基础学科，曾经在20世纪50—60年代，通过无机化肥和合成农药，在农业生产中发挥了显赫一时的威力，但它给环境造成的危害却是如此严重，以致卡尔逊在她的《寂静的春天》一书中，向人们描述了一种肃杀凄凉的景象。然而这并不是化学本身的过错，生态学当时的发展也没有预见到这种严重的后果，主要是这两个学科在当时并没有产生实质性的交叉或融合。现在回过头来，这种由化学本身发展所造成的环境的破坏，还有赖于化学与生态学的学科交叉来解决，从这一点来看我们可以获得一些启示，也是我给大家的几点建议：

(1) 加强学科之间的交流，在生态学研究中充分发挥化学这一基础学科的作用，与此同时加强化学生态学与其他相关学科的交流，如植物生理学、微生物学和动物学等。

(2) 在与农、林生态系统相关的化学生态学研究方面，一个很重要的领域就是地下土壤中的化学生态学过程。很多植物、微生物，也可能包括一部分昆虫或土壤动物，它们释放的次生代谢物质经过土壤迁移转化，其性质或作用可能发生改变，也许作用会增强，也许会减弱或消失，这些过程受到土壤本身矿物组成的物理性质、化学性质、有机质组成、土壤微生物以及土壤动物的影响。土壤是农、林生态系统生长发育必不可少的基质，又是化学生态物质迁移转化的主要载体，而要有效地解决这些相关的问题，也需要相关学科专业人员的共同参与、合作研究，除了上述相关专业外，还应包括土壤化学和土壤物理等学科。

(3) 学科的发展离不开人才，人才的培养特别是交叉学科的发展，需要不同学科的专家、导师共同合作，在这方面也需要重视和加强。

孔垂华和娄永根两位教授长期致力于植物和昆虫化学生态学的研究，在各自研究领域取得了不少成果，此次应邀组织同行专家编写了《化学生态学前沿》，这是一件非常有意义的工作，值得鼓励支持。书中各章内容基本反映了国内外化学生态学的前沿动态，也提出了一些有价值的科学问题和观点，本书的出版无疑会推

动化学生态学这一现代生态学重要分支学科的发展壮大，值得祝贺，更期待中国化学生态学研究不断取得突破性成果。

值此《化学生态学前沿》付梓之际，特抛砖引玉，是为序。

中国工程院院士、《生态学报》主编

冯宗炜

2009年6月12日于中国科学院生态环境研究中心

第 1 章

昆虫信息素研究进展

王四宝[①]　相辉[①]　黄勇平[①]

摘　　要

昆虫在长期进化过程中,发展演变了复杂的化学信息感受机制,在觅食、寻偶、产卵和躲避灾难等行为中,能通过视觉信号、听觉信号以及嗅觉(化学)信号来获取信息,进行精巧的化学通讯,适应环境选择,保持种群繁衍。利用昆虫的这一特性,人们发展了一系列的方法对目标昆虫实施监测和防治,在害虫综合治理中发挥了巨大的作用。本章系统介绍鳞翅目、双翅目、鞘翅目、半翅目、同翅目、膜翅目和蜚蠊目昆虫信息素的种类和结构,并从生理功能、研究方法及其在害虫防治中的应用等角度综述昆虫信息素的研究进展。

---

① 中国科学院植物生理生态研究所,上海 200032,E-mail: yphuang@ sibs. ac. cn(黄勇平)

前言

化学信息对昆虫的定向、召唤、交尾、产卵、聚集、追踪、告警、防御以及种间识别等行为均具有重要的作用。其中,昆虫信息素的研究利用尤为突出。昆虫信息素的化学研究始于1932年,当初由于受实验条件的限制,一直没有突破性的进展。直到1959年,德国化学家Butenandt成功地从50万头家蚕(*Bombyx mori*)雌蛾腹端粗提物中分离并鉴定出第一个昆虫性信息素的化学结构,命名为蚕蛾醇(bombykol),昆虫性信息素的化学结构研究才进入了一个新时代。到20世纪70年代,昆虫信息素化学的研究有了重大的进展,成为当时生物科学的一个热点,人们开始对雌蛾性信息素腺体释放的完整化学组分进行详尽研究,试图揭开昆虫间化学信息通讯的奥秘。到目前为止,已有9个目90余科1 600多种昆虫性信息素得到研究,其中已有500多种昆虫性信息素的化学结构得到鉴定,其中40余种昆虫性信息素已商品化(杜家纬,1988;Voerman,1988;Arn *et al.*,1992)。

我国对昆虫信息素化学结构的研究始于20世纪60年代末,40多年来,我国已经鉴定和合成了鳞翅目和其他目的昆虫信息素百余种,尤其在鳞翅目昆虫性信息素的化学结构鉴定和多元组分精确比例的测定上获得了长足进展。自20世纪80年代中期,我国已经可以采用单个腺体的超微量化学结构鉴定技术,并选用一系列标准化合物,利用触角电位技术来筛选目标害虫的有效候选化合物,再于田间进行诱捕试验确认。除此之外,可根据从目标昆虫性信息素腺体中鉴定的结果,将性信息素组分按照不同的比例进行搭配组合,采用风洞中的行为测定技术寻找最适于异性个体反应的比例和浓度。本章从昆虫信息素的种类结构、生理功能和研究方法等方面综述国内外昆虫信息素的研究进展。

一、昆虫信息素的化学结构

1. 鳞翅目昆虫

鳞翅目是昆虫信息素研究中最为详尽的一个目。在鳞翅目昆虫化学通信系统中,大多数雄蛾通过雌蛾释放的性信息素来寻找交配的对象,一部分雌蛾是利用雄性性信息素来确定配偶。蝶类多采用视觉定位的方法,当雄蝶接近雌体后,释放一种催欲剂,但对这类性信息素在性行为上的作用仍知之甚少。迄今为止,已鉴定出400余种蛾类昆虫的性信息素,主要分属于卷蛾科、夜蛾科、螟蛾科、灯蛾科等夜行性蛾类。但组成这些性信息素的成分只有100余种(Arn *et al.*,1992),有些昆虫甚至具有完全相同的性信息素成分,只是比例有所不同。

雌蛾性信息素虽具有多种多样的化学结构,但大多数具有以下几个特点:① 大都是由10~18个偶数碳原子组成的脂族化合物;碳链最短的是桃枝麦蛾(*Anarsia lineatella*)的性信息素反-5-十碳烯醇醋酸酯和反-5-十碳烯醇,而碳链最长的是黄杉毒蛾(*Orgyia pseudotsugata*)的性信息素顺-6-二十一碳烯-11-酮。其中,碳链长度为十二、十四、十六碳的约占总数的90%。② 末端功能团

大都以醋酸酯、醇和醛为基团，少数种类利用环氧、丙酸酯作为功能团。在灯蛾科中，还有以烷类作功能团。③ 有 1～3 个双键，有 Z，E（顺，反）异构体，由于存在不对称碳原子，因而有不同的 R 或 S 旋光异构体。双键构型多为顺式异构型，常位于第 5、7、9 或 11 碳位上。双键数目多为 1 个，部分种类为 2 个，在美丽灯蛾、黎豆夜蛾等少数种类性信息素成分甚至具有 3 个双键。上述蛾类性信息素的结构特征与植物体内存在的脂肪酸有共同之处，均由偶数碳原子直链化合物组成。它们的不同之处在于性信息素分子的碳原子数较常见的脂肪酸少；性信息素分子末端的功能团较脂肪酸更具还原态，性信息素分子中双键位置更加特殊，更具多样性（杜家纬，1988；2004；王荫长，2001）。表 1.1 列出了主要鳞翅目雌虫的性信息素组分。

表 1.1　鳞翅目雌虫性信息素

昆虫名称	学名	信息素组分
邻菜蛾科	**Acrolepiidae**	
葱邻菜蛾	*Acrolepopsis assectella*	(11*Z*) - 14:Ald
透翅蛾科	**Aegerilldae**	
桃透翅蛾	*Sanninoidea exitiosa*	(3*Z*,13*Z*) - 18:OAc
桃小透翅蛾	*Synanthedon pietipes*	(3*E*,13*Z*) - 18:OAc
灯蛾科	**Arctiidae**	
橘灯蛾	*Holomelina aurantiace*	2 - 甲基十七烷
美国白蛾	*Hyphantria cunea*	(9*Z*,12*Z*) - 十八碳二烯醛；(9*Z*,12*Z*,15*Z*) - 十八碳三烯醛；(3*Z*,6*Z*,9*S*,10*R*) - 9,10 - 环氧 - 1,3,6 - 二十一碳三烯；(3*Z*,6*Z*,9*S*,10*R*) - 9,10 - 环氧 - 3,6 - 二十一碳双烯；(3*Z*,6*Z*,9*S*,10*R*) - 环氧 - 1,3,6 - 二十碳三烯
盐泽灯蛾	*Estigmene acraea*	(9*Z*,12*Z*) - 18:Ald；(9*Z*,12*Z*,15*Z*) - 18:Ald；(3*Z*,6*Z*,9*Z*) - 环氧 - 二十 - 二十一碳三烯(1:6:27)
具带灯蛾	*Isia isaebella*	2 - 甲基十七烷
美丽灯蛾	*Utetheisa ornatrix*	(3*Z*,6*Z*,9*Z*) - 二十一碳三烯
蚕蛾科	**Bombycidae**	
家蚕	*Bombyx mori*	(10*E*,12*Z*) - 16:OH；(10*E*,12*Z*) - 16:Ald
野蚕	*Bombyx mandarina*	(10*E*,12*Z*) - 16:OH
桑螨	*Rondotia menciana*	(10*E*,12*Z*,16*Z*):OAc；(10*E*,12*E*,16*E*):OAc；(12*E*,16*E*):OAc
果蛀蛾科	**Carposinidae**	
桃小食心虫	*Carposina niponensis*	(7*Z*) - 二十碳 - 11 - 烯醇；(7*Z*,7*E*) - 十九碳 - 11 - 烯醇

续表

昆虫名称	学名	信息素组分
木蠹蛾科	**Cossidae**	
蒙古木蠹蛾	*Cossus mongolicua*	(5*Z*) -12: Ac
芳香木蠹蛾	*Cossus cossus*	(5*Z*) -12: Ac;(3*Z*) -10:OAc(8:2)
麦蛾科	**Gelechiidae**	
马铃薯麦蛾	*Phthorimaea operculella*	(4*E*,7*Z*,10*Z*) -13:OAc;(4*E*,7*Z*) -13:Ac(1:1)
棉红铃虫	*Pectinophora gossypiella*	(7*Z*,11*E*) -16:OAc
甘薯暖地麦蛾	*Brachmia macroscopa*	(11*E*) -16:OAc
桃枝麦蛾	*Anarsia lineatella*	(5*E*) -10:Ac;(1*E*) -10:OH(5:1)
麦蛾	*Sitotroga cerealella*	(7*Z*,11*E*) -16:OAc
鞘蛾科	**Coleophoridae**	
华北落叶松鞘蛾	*Coleophora sinensis*	(5*Z*) -10:OH
兴安落叶松鞘蛾	*Coleophora dahurica*	(5*Z*) -10:OH
尺蛾科	**Geometridae**	
冬尺蛾	*Operophtera brumata*	(3*E*,6*Z*,9*Z*) -19:OAc
细蛾科	**Gracillariidae**	
茶叶细蛾	*Caloprilia theivora*	(11*E*) -16:Ald
枯叶蛾科	**Lasiocampidae**	
马尾松毛虫	*Dendrolimus punclatus*	(5*Z*,7*E*) -12:OAc;(5*Z*,7*E*) -12:OH
赤松毛虫	*Dendrolimus spectabilis*	(5*Z*,7*E*) -12:OH
落叶松毛虫	*Dendrolimus superans*	(5*Z*,7*E*) -12:Ald;(5*Z*,7*E*) -12:OH
思茅松毛虫	*Dendrolimus kikuchii*	(5*Z*,7*E*) -12:OAc;(5*Z*,7*E*) -12:OH
加州天幕毛虫	*Malacosoma californicus*	(5*E*,7*Z*) -12:Ald
森林天幕毛虫	*Malacosoma disstria*	(5*E*,7*Z*) -12:Ald;(5*E*,7*Z*) -12:OH(1:10)
毒蛾科	**Lymantriidae**	
桑毛虫	*Euproctis xanthocampa*	(6*Z*,18*Z*):Pe;(6*Z*,18*Z*):*iso* - Pe;(7*Z*,18*Z*):*iso* - Pe;(9*Z*,18*Z*):*iso* - Pe
舞毒蛾	*Lymantria dispar*	(7*Z*) -8 -环氧 -2 -甲基十八烷
模毒蛾	*Lymantria monacha*	(7*Z*) -8 -环氧 -2 -甲基十八烷
黄杉毒蛾	*Orgyia pseudotsugata*	(6*Z*) -二十一烯 -11 -酮;(*Z*) -1,6 -二十一碳二烯 -11 -酮

续表

昆虫名称	学名	信息素组分
夜蛾科	**Noctuidae**	
稻螟蛉	*Naranga aenescens*	(9*Z*) - 14:OAc;(9*Z*) - 16:OAc;(11*Z*) - 16:OAc(1:1:4)
玉米楷夜蛾	*Busseola fusca*	(11*Z*) - 14:OAc;(11*E*) - 14:OAc;(9*Z*) - 14:OAc(10:2:2)
展叶松夜蛾	*Diparopsis castanes*	*E*9.11 - 12:OAc;11 - 12:OAc(16:5)
蛮夜蛾	*Gortyna xanthenes*	(11*Z*) - 16:OAc
大螟	*Sesamia inferens*	(9*Z*) - 14:OAc;(9*Z*,12*E*) - 14:OAc(4:1)
亚热带黏虫	*Spodoptera eridamia*	(9*Z*) - 14:OAc;(9*Z*,12*E*) - 14:OAc
莎草黏虫	*Spodoptera exempta*	(9*Z*,12*E*) - 14:OAc;(9*Z*) - 14:OH
甜菜夜蛾	*Spodoptera exigua*	(9*Z*,12*Z*) - 14:OAc
草地贪夜蛾	*Spodoptera frugiperda*	(9*Z*) - 12:OAc;(9*Z*) - 14:OAc(9:1)
黎豆夜蛾	*Anticarsia gemmatalis*	(3*Z*,6*Z*,9*Z*) - 二十一碳三烯;(3*Z*,6*Z*,9*Z*) - 二十碳三烯(5:3)
劳氏黏虫	*Leucania loreyi*	(11*Z*) - 16:OAc;(11*Z*) - 16:OH(8:1)
甘蓝夜蛾	*Mamestra brassica*	(11*Z*) - 16:OAc;(11*Z*) - 16:OH
蓓带夜蛾	*Mamestra configurata*	(11*Z*) - 16:OAc;(9*Z*) - 14:OAc(19:1)
菜园灰夜蛾	*Mamestra oleracea*	(11*Z*) - 16:OAc;(11*Z*) - 16:OH(1:1)
豌豆灰夜蛾	*Mamestra pisi*	(11*Z*) - 16:OAc;(9*Z*) - 14:OAc(1:3)
殊异灰夜蛾	*Mamestra suasa*	(11*Z*) - 16:Ald
一点黏虫	*Pseudaletia unipuncta*	(11*Z*) - 16:OAc
车轴草切根夜蛾	*Scotogramma trifolii*	(11*Z*) - 16:OAc;(11*Z*) - 16:OH(19:1)
棉铃虫	*Helicoverpa armigera*	16:Ald;(9*Z*) - 16:Ald;(11*Z*) - 16:Ald
美洲棉铃虫	*Helicoverpa zea*	16:Ald;(9*Z*) - 16:Ald;(11*Z*) - 16:Ald;(7*Z*) - 16:Ald
烟芽夜蛾	*Heliothis virescens*	16:Ald;(9*Z*) - 16:Ald;(11*Z*) - 16:Ald;(7*Z*) - 16:Ald;14:Ald;(9*Z*) - 14:Ald;(11*Z*) - 16:OH
小地老虎	*Agrotis ypsilon*	(7*Z*) - 12:OAc;(9*Z*) - 14:OAc(5:1)
黄地老虎	*Agrotis segetum*	(5*Z*) - 10:OAc;(7*Z*) - 12:OAc;(9*Z*) - 14:OAc
八字地老虎	*Amathes cnigrum*	(7*Z*) - 14:OAc;(5*Z*) - 12:OAc

昆虫名称	学名	信息素组分
红背地老虎	*Euxoa ochrogaster*	(5Z)-12:OAc;(7Z)-12:OAc;(9Z)-12:OAc
枣黏虫	*Ancylis sativa*	(9E)-12:OAc;(9Z)-12:OAc(8:2)
警纹地老虎	*Scotia exclamationis*	(5Z)-14:OAc;(9Z)-14:OAc
苜蓿银纹夜蛾	*Autographa california*	(7Z)-12:OAc
烟草金翅夜蛾	*Plusia chalicites*	(7Z)-12:OAc;(9Z)-14:OAc
大豆夜蛾	*Pseudoplusia includens*	(7Z)-12:OAc
粉纹夜蛾	*Trichoplusia ni*	12:OAc;(5Z)-12:OAc;(7Z)-12:OAc;11-12:OAc;(7Z)-14:OAc;(9Z)-14:OAc
埃及金刚钻	*Earias insulana*	(10E,12E)-16:Ald
舟蛾科	**Motodontidae**	
松异舟蛾	*Thaumetopoea pityocampa*	(13Z)-hexadecen-11-ynyl 醋酸酯
羽蛾科	**Pterophoridae**	
洋葱羽蛾	*Platyptilia carduidactyla*	(11Z)-16:OAc
螟蛾科	**Pyralidae**	
桑蛀螟	*Paradoxecia pieli*	(3E,13Z,18Z):OAc
二化螟	*Chilo suppressalis*	(11Z)-16:Ald;(13Z)-18:Ald(5:1)
甘蔗二点螟	*Chilo infuscatellus*	(11Z)-16:OH
高粱条螟	*Chilo venosatus*	(13Z)-18:OAc;(13Z)-18:OH;(11Z)-16:OAc(4:2:4)
甘蔗条螟	*Chilo sacchariphagus*	(13Z)-18:Ald;(13Z)-18:OAc(7:1)
玉米茎螟	*Chilo partellus*	(11Z)-16:Ald
酸模蔓苞螟	*Chrysoteuchia topiaria*	(11Z)-16:Ald
粟灰螟	*Chilo infuscateelus*	(11Z,16Z):OH
地中海粉螟	*Anagasta kuehniella*	(9Z,12E)-14:OAc
粉斑螟	*Cadra cautella*	(9Z,12E)-14:OAc
烟草粉斑螟	*Ephestia elutella*	(9Z,12E)-14:OAc
向日葵斑螟	*Homoeosona electellum*	(9Z,12E)-14:OH;(9Z)-14:OH
印度谷螟	*Plodia interpunctella*	(9Z,12E)-14:OAc
桃蛀螟	*Dichocrocis punctiferalis*	(10E)-16:OAc;(10Z)-16:Ald(9:1)
菜心野螟	*Hellula undalis*	(11E,13E)-16:Ald

续表

昆虫名称	学名	信息素组分
亚洲玉米螟	*Ostrinia furnacalis*	(12*Z*) -14:OAc;(12*E*) -14:OAc;14:OAc
欧洲玉米螟	*Ostrinia nubilalis*	(11*Z*) -14:OAc;(11*E*) -14:Ald
三化螟	*Tryporyza incertulas*	16:Ald;(9*Z*) -16:Ald;(11*Z*) -16:Ald
草地螟	*Loxostege sticticalis*	(11*E*) -14:OAc
稻显纹纵卷水螟	*Susumia exigna*	(7*Z*,11*Z*) -16:OAc;(7*Z*,11*E*) -16:OAc
天蚕蛾科	**Saturniidae**	
多音柞蚕	*Antheraea polyphemus*	(6*E*,11*Z*) -16:OAc;(6*E*,11*Z*) -16:Ald(9:1)
透翅蛾科	**Sesiidae**	
杨树透翅蛾	*Paranthrene tabaniformis*	(3*E*,13*Z*) -18:OH
天蛾科	**Sphingidae**	
烟草天蛾	*Manaduca sexta*	(10*E*,12*Z*) -16:Ald
谷蛾科	**Tineidae**	
大袋蛾	*Clania variegata*	一个支链十七烷酸叔己醇酯
幕衣蛾	*Tineola bisselliela*	(2*E*) -18:Ald;(2*E*,13*E*) -18:Ald(1:2)
卷蛾科	**Tortricidae**	
苹异形小卷蛾	*Cryptophlebia leucotreta*	(8*E*) -12:Ald;(8*Z*) -12:Ald(1:1)
油松球果小卷蛾	*Cravitarmata margarotana*	(9*E*,12*Z*):OAc;(9*Z*,12*Z*):OAc;(9*E*,14*Z*):OAc;(9*Z*,14*Z*):OAc;12:OAc
豆荚小卷蛾	*Cydia nigricana*	(8*E*,10*E*) -12:Ald
梨小食心虫	*Grapholitha molesta*	(8*Z*) -12:OAc;(8*E*) -12:OAc;(8*E*) -12:OH;12:OH
广翅小卷蛾	*Hedya nubiferana*	12:OH;(8*Z*) -12:OAc;(8*E*,10*E*) -12:OAc
小木蠹蛾	*Holcocerus insularis*	(3*Z*,14*Z*):OAc;(3*E*,14*E*):OH;(3*Z*,14*Z*):OH
苹果蠹蛾	*Laspeyresia pomonella*	(8*E*,10*E*) -12:OAc
花翅小卷蛾	*Lobesia botrana*	(7*E*,9*Z*) -12:OAc
葡萄小卷蛾	*Pralobesia viteana*	(9*Z*) -12:OAc
欧洲松梢小卷蛾	*Rhyacionia buoliana*	(9*E*) -12:OAc
二三针松小卷蛾	*Rhyacionia frustrana*	(9*E*) -12:OAc
脂松梢小卷蛾	*Rhyacionia rigidana*	(8*E*,10*E*) -12:OAc
加勒比松梢小卷蛾	*Rhyacionia subtropica*	(9*E*) -12:OAc

续表

昆虫名称	学名	信息素组分
苹白小卷蛾	*Spilonota ocellana*	(8*Z*)-14:OAc
落叶松线小卷蛾	*Zeiraphera diniana*	(11*E*)-14:OAc
长须卷蛾	*Sparganothis directana*	(9*E*,11*E*)-12:OAc;(11*E*)-14:OAc;(11*Z*)-14:OAc(35:19:28)
黄头长翅卷蛾	*Acleris minuta*	(11*E*,13*E*)-14:Ald
茶小卷蛾	*Adoxophyes orana*	(9*Z*)-14:OAc;(11*Z*)-14:OAc(9:1)
棉褐带卷蛾	*Adoxophyes fasciata*	(9*Z*)-14:OAc;(11*Z*)-14:OAc(9:1)
西卷蛾	*Amorbia cuneana*	(10*E*,12*E*)-14:OAc;(10*E*,12*Z*)-14:OAc
果树卷蛾	*Archips argyrospilus*	(11*Z*)-14:OAc;(11*E*)-14:OAc;12:OAc
樱桃丑巢卷蛾	*Archips cerasivoranus*	(11*Z*)-14:OAc;(11*E*)-14:OAc
栎黄卷蛾	*Archips semiferanus*	(11*Z*)-14:OAc;(11*E*)-14:OAc
亚麻黄卷蛾	*Archips podnus*	(11*Z*)-14:OAc;(11*E*)-14:OAc(1:1)
蔷薇黄卷蛾	*Archips rosanus*	(11*Z*)-14:OH;(11*Z*)-14:OAc(1:9)
红带卷蛾	*Argyrotaenia velutinana*	14:OAc;(11*Z*)-14:OAc;(11*E*)-14:OAc;11-12:OAc;(9*Z*)-12:OAc;(9*E*)-12:OAc
甘蔗条小卷蛾	*Argyroploce schistaceyana*	(9*Z*)-12:OAc
栎小卷蛾	*Argyroploce citrana*	(11*Z*)-14:Ald;(11*Z*)-14:OAc(1:100)
枞色卷蛾	*Choristoneura fumiferana*	(11*Z*)-14:Ald;(11*E*)-14:Ald(4:96)
紫色卷蛾	*Choristoneura murinana*	(9*Z*)-12:OAc
西枞色卷蛾	*Choristoneura occidentalis*	(11*Z*)-14:Ald;(11*E*)-14:Ald(8:92)
蔷薇斜条卷蛾	*Choristoneura rosaceana*	(11*Z*)-14:OAc;(11*E*)-14:OAc;(11*E*)-14:OH
双斜卷蛾	*Clepsis spectrana*	(11*Z*)-14:OAc;(9*Z*)-14:OAc(90:10)
云卷蛾	*Cnephasia pumicana*	(9*E*)-12:OAc;(9*Z*)-12:OAc(1:1)
咖啡黄卷蛾	*Homona coffearia*	(9*E*)-12:OAc;12:OAc;12:OH(36:49:15)
茶黄卷蛾	*Homona maganima*	(11*Z*)-14:OAc;(9*Z*)-12:OAc;11-12:OAc(30:3:1)
苹褐卷蛾	*Pandemis heparana*	(11*Z*)-14:OAc;(9*Z*)-14:OAc;(11*Z*)-14:OH;12:OAc(90:5:5:1)
三线卷蛾	*Pandemis limitana*	(11*Z*)-14:OAc;(9*Z*)-14:OAc

续表

昆虫名称	学名	信息素组分
葡萄褐卷蛾	*Pandemis cerasana*	(11*Z*) - 14:OAc;(11*E*) - 14:OAc(64:21)
欧洲栎卷蛾	*Croesia semipurpurana*	(11*E*) - 14:Ald;(11*Z*) - 14:Ald(85:15)
张翅卷蛾	*Croesia curcalan*	(11*E*) - 14:Ald;(11*Z*) - 14:Ald(85:15);(11*E*) - 14:OAc;(11*Z*) - 14:OAc(76.5:13.5:8.5:1.5)
巢蛾科	**Yponomeutidae**	
油橄榄巢蛾	*Prays oleae*	(7*Z*) - 14:Ald
苹果巢蛾	*Yponomeuta padella*	16:OAc;(9*Z*) - 16:OAc;(11*Z*) - 16:OAc;14:OAc;(11*E*) - 14:OAc;(11*Z*) - 14:OAc
小菜蛾	*Plutella xylostella*	(11*Z*) - 16:Ald;(11*Z*) - 16:OAc(2:3)

注:表中 *E*(反式),*Z*(顺式),Ac(醋酸酯),OH(醇),Ald(醛)。左起数字为双键位置,右边数字为碳原子数,例:(11*Z*) - 14:OAc 为顺 - 11 - 十四碳烯醇醋酸酯。

在昆虫类群中,许多种类都拥有能够释放雄性信息素的味刷。它们的类型众多,结构复杂。雄蛾味刷由上皮毛原细胞以及与它们相连的鳞片组成。早期的报道中,由鳞片、毛构成的味刷仅被用于分类,它们的不同结构作为区分种类的特征之一。像其他的外部特征一样,味刷结构从低级向高级也存在着进化的趋势。由于组成味刷的腺体细胞通常群生,因此由腺体细胞上生长出的鳞片也都成簇生长。根据雄性味刷在昆虫身体上的着生部位、组成味刷鳞片的类型等可将雄性味刷分成六种类型。迄今为止,已从数十种雄蛾和雄蝶味刷中鉴定出雄性信息素组分。昆虫雄性信息素的生物学功能主要是对雌性产生引诱作用、激欲作用,对同种雄蛾产生抑制作用,以及种间隔离和防御作用等。

从灯蛾科味刷中鉴定出的化合物主要是二氢吡嗪羧醛和羟基二氢吡嗪羧醛。相对于其他类群,灯蛾雄蛾味刷中的化合物成分比较单一。然而,在形成种类特异方面该科的雄蛾仍有多种方式。首先在化合物成分方面有的是两种化合物,也有的是一种化合物。如果在味刷中只有一种化合物时,该化合物就是羟基二氢吡嗪羧醛。羟基二氢吡嗪羧醛的旋光异构也具有种类特异性,*C. transiens* 和 *C. gangis* 的味刷中就以(*R*) - (-) - 羟基二氢吡嗪羧醛为雄性性激素组分。另外,味刷中化合物的含量变化是形成灯蛾种类特异的另一显著特征。黑条灰灯蛾味刷中含有高达 500 μg 的(*R*) - (-) - 羟基二氢吡嗪羧醛,这种含量高出雌性信息素几个数量级。除此之外,有的种类在同一种雄蛾味刷中采用两种浓度分度方式。*P. isabell* 雄蛾味刷中羟基二氢吡嗪羧醛的含量为 0 ~ 10 ng 和 1 ~ 10 μg 两个范围,二氢吡嗪羧醛的含量很少。而亚麻灯蛾雄蛾味刷中所含二氢吡嗪羧醛的量为 0 ~ 30 ng 和 0.3 ~ 3 μg 两种类型。虽然以上提到的两种化合物都能诱导雌蛾的性行为反应,但上述两种雌蛾均对各自雄蛾所含比例较高的化合物产生更加强烈的反应。

灯蛾味刷中的雄性信息组分与取食的寄主植物有密切关系。二氢吡嗪羧醛和羟基二氢吡嗪羧醛的前体化合物就是吡咯双烷类碱(PAs)。利用植物次生物质作为信息素组分合成的前体是灯蛾雄性性信息素的一大重要特点。与蝶类不同的是,灯蛾对植物的选择不存在性别偏向,两性都能通过取食药物性植物而抵御捕食性天敌,并且雄蛾能够利用吡咯碱作为前体合成雄蛾性信息素的组分。

夜蛾科雄性信息素的化学组成相对复杂(表1.2),产生化合物的味刷出现于腹部的不同部位。有相当多的类群,如夜蛾亚科、Hadeninae科、Cuculliinae科和Amphipyrinae科其味刷位于前腹。这些种类雄蛾的味刷系统由三部分组成:一对味刷、雄性信息素腺体(Stobbe's腺体)和味刷套。由腺体产生的雄性信息素组分贮存在可释放化合物的味刷鳞片内,栅格状的味刷鳞片既能满足信息化合物的贮存,也能满足味刷撒开时将化合物迅速释放出体外。从前腹味刷中释放出来的化合物多为苯甲醛、苯甲醇、苯乙醇和正丁酸等。并且一头雄蛾就能释放较高剂量的化合物,甚至有的种类打开味刷时释放的气味能被人的鼻子嗅到。除此之外,前腹味刷中的种类,如*Phlogophora meticulosa*味刷中的化合物为6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇和2-甲基正丁酸。后腹味刷以及生殖节味刷雄性信息素的化学组成与同种雌性信息素组分有密切的关系。黎豆夜蛾味刷内的化合物(3*Z*,6*Z*,9*Z*)-二十一碳三烯就是雌性信息素组分之一。Heliothinae科雄蛾味刷位于腹末生殖节,烟芽夜蛾以及棉铃虫味刷中的十余种化合物碳链骨架都能与雌性信息素组分一一对应。所不同的是雌性信息素组分以醛为主,而雄性信息素组分没有醛,代之以醇和醋酸酯为主要成分。虎蛾科的味刷也位于前腹,化合物组成与夜蛾科中拥有前腹味刷的种类相近。葡萄果蠹蛾味刷中雄性信息素组分为2-酚基乙醇和2-酚基乙内酯。

表1.2 其他蛾类雄蛾味刷中的化合物

种类	化合物	化合物来源
虎蛾科(Agaristidae)		
葡萄果蠹蛾(*Phalaenoides glycinae*)	2-酚基乙醇;2-酚基乙内酯	前腹味刷
尺蛾科(Geometridae)		
蔷薇白尺蠖(*Bapta temerata*)	*n*-正丁酸	生殖器基部味刷
蝙蝠蛾科(Hepialidae)		
蝙蛾(*Hepialus hecta*)	6-乙基-2-甲基-3,4-二氢吡喃;1,8-二甲基-3-乙基-2,9-二氧环-[3,3,1]酮-7-烯;1,8-二甲基-3-乙基-2,9-二氧环-[3,3,1]酮-7-烯-6-酮	后足胫节味刷

续表

种类	化合物	化合物来源
螟蛾科(Pyralidae)	正十二醛	翅腺和腹部味刷
蜡螟亚科(Galleriinae)	(11*Z*)-十八碳烯醛	前翅基部味刷
小蜡螟(*Achroia grisella*)	(*E*,*E*)-法呢醛	翅腺和腹末味刷
米螟(*Corcyra cephalonica*)	(*Z*,*E*)-法呢醛	
非洲甘蔗螟(*Eldana saccharina*)	香子兰醛	
大蜡螟(*Galleria mellonella*)	*p*-羟基苯甲醛;(*E*)-3-甲基-4-二甲代烯	
一点谷螟(*Paralipsa gularis*)	丙基-*r*-内酯;(*E*):*n*-2,6-壬二烯-4-交酯	前翅基部味刷
斑螟亚科(Phycitinae)	壬醛;十一醛	前翅腺体
烟草粉斑螟(*Ephestia elutella*)	2-酚基乙醇;*n*-2,6-壬二烯-4-交酯;(*E*)-叶绿醇;*r*-十内酯;*r*-十一内酯	翅腺和味刷
卷蛾科(Tortricidae)	蜂蜜曲菌素	
梨小食心虫(*Grapholitha molesta*)	茉莉酮酸酯 2-外茉莉酮酸甲酯 反式-乙基桂皮酸酯	腹末味刷

蝙蝠蛾科雄蛾味刷位于后足胫节,化合物组成与前面的种类有较大差异,主要成分为6-乙基-2-甲基-3,4-二氢吡喃和1,8-二甲基-3-乙基-2,9-二氧环-[3,3,1]酮-7-烯等。螟蛾科雄蛾味刷有多种类型,即使同一种昆虫也可能有几种味刷同时存在。烟草粉斑螟雄性信息素来源于翅上的腺体和腹部的味刷,其化合物组成为γ-decalactone和γ-undecalactone。大蜡螟、小蜡螟以及米蛾味刷化合物则以醛为主要组分。但是,到目前为止尚不知味刷与化合物的对应关系。卷蛾是鳞翅目昆虫中对其雄性信息素的研究最为广泛的类群。然而,仅有梨小食心虫的雄性信息素组分见诸报道。雄蛾味刷位于腹部末端,Nishida等(1985)从味刷中鉴定了四种化合物,它们是蜂蜜曲菌素、茉莉酮酸酯、外茉莉酮酸甲酯和反式-乙基桂皮酸酯。这些化合物的结构都相当复杂,卷蛾雄性信息素报道较少可能与此有直接的关系。以上四种成分都是早年分别从真菌和植物中获得鉴定、结构已知的化合物。但是尚不知这些化合物是否由植物体内的前体化合物转化而成。

一个值得注意的现象是斑蝶类雄性信息素组分与灯蛾味刷化合物组成有诸多相似之处。这两个科的雄性昆虫味刷中释放的化合物都有一个含氮的杂环。主要的差异在于灯蛾雄性信息素组分连接在杂环上的功能团是醛基,而斑蝶类则为羰基。粉蝶的雄性味刷化合物明显不同于斑蝶,它们的化学组成成分为肉豆蔻酸己酯、软脂酸己酯、硬脂酸己酯以及碳链长度在二十七至二十九碳的直链烷烃。分类地位相近的粉蝶雄性信息素组分相似,即可增加某种化合物或者利用化合物之间的比例进行种间隔离。

雄蝶味刷中的化合物与它们取食天芥菜属(*Heliotropium*)和千里光属(*Senecio*)的植物有关。这些植物饱含乳汁,其中包括吡咯嗪双烷类碱(PA)。PA 的代谢物就成为雄蝶味刷中的主要化合物之一。斑蝶的味刷中除含斑蝶酮之外,还含有其他芳香化合物、壬醛、3-己烯酸、丁香酚和顺式茉莉酮等。

昆虫性信息素是异性个体之间传递性行为信息的信号之一,性信息素组分在自然空间中的气迹呈梯度分布,同种雄性个体能在一定的距离感知雌性的存在并循着这种气迹找到配偶直至交配成功。事实上,对异性的吸引不仅仅限于雌性,鳞翅目的一些种类,雄性也能产生引诱雌性的信息素。

雄性信息素对雌性的引诱在灯蛾类群中比较典型。现在已有记载的 10 000 多种灯蛾中,许多种都拥有味刷,其基本结构是可以外翻的囊或管,上面着生有毛或鳞片。味刷位于腹部第七和第八节之间,一旦空气进入到连接在侧气管的大气囊内,气囊膨胀使味刷从体内伸出,一小部分体内血淋巴也随之进入到气囊中,化合物就从膨大的囊内向外释放。

灯蛾科雄蛾味刷大小有很大的变化,雄蛾对雌蛾引诱能力的强弱与味刷的大小有直接关系。味刷大的种类可远距离引诱雌蛾,香刷小的种类只能在近距离发挥作用。具有巨型味刷的雄蛾性信息素通讯方式非常独特。黑条灰灯蛾(*Creatonotus gangis*)、桑灰灯蛾(*C. tranciens*),以及顶灯蛾的味刷都在体长 1/2 以上。其中黑条灰灯蛾味刷可两倍于雄蛾的体长,甚至还有延长的余地。这类灯蛾雌雄性具有互相引诱的机制,可以通过两种途径寻找配偶。顶灯蛾雄蛾在接近黄昏时伸出膨胀的味刷,其长度可达到与体长相当的程度,引诱雌、雄两性聚集。待两性在一起婚飞时,交配开始进行。雌蛾在黑暗中 3~4 h 后也释放出引诱雄蛾的性信息素。与此相似,两种亚洲灯蛾、黑条灰灯蛾和桑灰灯蛾也产生聚集行为。当一头雄蛾伸出膨胀的味刷时,引诱其他的雄性个体聚集,聚集的雄蛾都伸出膨胀的味刷时,产生较高浓度的雄性信息素,再引诱雌蛾来到雄蛾聚集地。当雌蛾接触雄蛾后,雄蛾的味刷收回体内并与雌蛾交配。几小时以后,雄蛾的群体解散。这时未交配的雌蛾开始释放性信息素,再引诱雄蛾与其交配。

Utetheisa 属的三种灯蛾同样具有能够膨胀伸缩的味刷,但它们的味刷相对小于上述描述的种类。怪麻灯蛾(*U. totrix*)、褐斑灯蛾(*U. pulchella*)和美丽灯蛾(*U. ornatrix*)的味刷都位于生殖瓣侧面,凹入的皮囊被味刷鳞片所覆盖。味刷内的主要化合物同样为羟基二氢吡嗪。不同于灰灯蛾和顶灯蛾,*Utetheisa* 灯蛾的雄蛾接

近正在求偶的雌蛾以后，在雌蛾附近翱翔，并用触角和足跗接触雌蛾。然后雄蛾在用腹部抚摸雌蛾头和胸时将味刷外翻，雌蛾即举起四翅暴露腹部，交尾随之进行。诱导雌蛾举翅的因子就是雄蛾味刷中释放的羟基二氢吡嗪羧醛[(+),(-)]。这种化合物在雄蛾味刷中的平均含量为 1.4 μg。Conner 等(1990)研究发现如果雄蛾味刷中羟基二氢吡嗪羧醛的含量很低，那么它同雌蛾交配成功的可能性就大大减小。

分布于北美的亚麻灯蛾(*Phragmatobia fuliginosa*)和 *Pyrrharcttia isabella* 雄蛾味刷中二氢吡嗪羧醛和羟基二氢吡嗪羧醛同时存在。在味刷的长度上，亚麻灯蛾味刷长度相当于雄蛾体长的 3/4，而后者的长度只相当于雄蛾体长的 1/5。交配过程中，它们只在受雌蛾性信息素引诱飞向雌蛾时简单地伸出味刷。雌蛾对各自同种雄蛾味刷中化合物主要组分产生反应。

除灯蛾外，其他类群中还有非洲甘蔗螟和米螟(*Corcyra cephalonica*)等雄蛾释放远距离信息素用于引诱雌蛾的报道。非洲甘蔗螟雄蛾采用典型的求偶姿势(双翅振动以及展开腹部大的味刷以释放性信息素)招引异性个体。雌蛾从几米远距离对雄蛾进行定向。雄蛾的翅腺刺激雌蛾开始运动，腹部味刷引起雌蛾翅的振动以及产生接受姿势。像其他的蜡螟一样，米螟雄蛾也释放性信息素引诱雌蛾沿着上风方向寻找雄蛾。对几种螟蛾进行研究的结果表明，雌蛾的典型行为反应是它在接收到雄蛾的信号以后走向正在释放性信息素的雄蛾。

近距离雄蛾对雌蛾的引诱在螟蛾中比较普遍。几种雄蛾在前翅后缘着生有膜状腺体，其上生长着特化的鳞片。地中海粉螟在腹部第七节和第八节有味刷鳞片组成的毛簇。特异的味刷鳞片由毛原细胞分泌，鳞片内有一个能产生挥发性化合物的微小空腔(lumen)，膜原细胞形成味刷鳞片囊(hair-pencil scale socket)。几种螟蛾如印度谷螟、粉斑螟、*Vitula edmandsae* 雄蛾前翅基部腺体内抽提出的雄性信息素在两性交配中起着重要的作用，这些尚未鉴定出结构的雄性信息素组分能够引诱雌蛾身体转向，以及准备交配。

许多种类雄蛾的性行为反应相当复杂，烟草粉斑螟、*C. figulilella*、*Vitula edmandsae*、粉斑螟、*Ephestiodes gilvescentella* 和 *Sosipatra rileyella*，在交配时明显存在一个接近雌蛾头部时从翅臀区释放性信息素的行为。其他的种类如印度谷螟、地中海粉螟雄蛾的行为相对简单，它们只用腹部接触雌蛾的头部，以此来传递雄蛾的信息。

大蜡螟(*Galleria mellonella*)雄蛾前翅释放出一种能被人鼻子嗅到的像“苦酸味”或“麝香味”的气味，这种气味对雌蛾产生作用；经分析这些气味化合物由十碳和十一碳组成。虽然雄蛾翅振动时也能发出超声波并对雌蛾有一定的引诱作用，但是以上化合物在两性的交配中必不可少。小蜡螟雄蛾性信息素腺体释放的性信息素由十一碳醛和(11*Z*)-十八碳醛组成，但雌蛾接近雄蛾所依赖的信息主要来源于雄蛾翅振动产生的超声波。

雄性信息素近距离诱导雌蛾产生性行为反应在梨小食心虫的交配过程中表现

尤为突出。雄蛾打开味刷时,腹部末端的雄性信息素腺体以及味刷来回伸缩,并通过振翅向雌蛾传送由四种化合物组成的信号。雌蛾能被雄蛾的气味所吸引并在接触了雄蛾的腹部以后停止走动,这时雄蛾即转身交配。Nishida 等(1985)利用气相色谱和触角电位联用技术研究了成雌蛾触角对雄性信息素组分的电生理反应,雌蛾对反式乙基桂皮酸酯引诱产生的反应比其他三种化合物单独作用要强得多,另外反式乙基桂皮酸酯与外茉莉酮酸甲酯以及与其他两种化合物组成的三元组分对雌蛾的引诱能达到与腺体抽提物相当的效果。如果梨小食心虫雄蛾味刷中不含以上提到的四种化合物,成虫交配率则明显降低。如果让雄蛾吸入含有反式乙基桂皮酸酯的糖水,则它们的交配成功率要大大高于仅吸入普通糖水的雄蛾。

Nishida 等(1985)对蝶类雄性信息素的组成和功能分别按其类别进行了综述。斑蝶与灯蛾味刷化合物结构相似,它们的功能也基本一致,都是用于引诱雌性来达到交配的目的。雄性斑蝶的腹部末端有一对特殊的器官,其形状如蒲公英的絮毛,通常情况下像笔一样缩在腹部,一旦遇到雌蝶,即伸展开来,并绕到雌蝶前面,接受雌蝶触角的抚摸。然后,雌蝶飞到附近的草丛中,接受雄蝶的求爱。斑蝶酮是促使雌蝶接受雄蝶的重要因子,二醇的作用在于将味刷上的角质层微粒快速黏附在雌蝶触角上,斑蝶酮吸附在微粒上并以其为载体在雌蝶触角点缓慢扩散。

Pivnick 等(1992)利用触角电位技术和影响信息素释放或接收的方法对长眉狮蝶(*Thymelicus lineola*)雄性信息素引诱雌蝶的现象进行了研究。发现无论是将雌蝶触角感受器掩盖,还是把雄蝶释放信息素的翅痣去掉都使交配比例明显下降,雄蝶翅的味鳞能增加雌蝶对雄蝶的接受比例。

雄性信息素对同种雌蛾的激欲度较多地依赖于推测,并且在激欲与引诱之间并无严格的界限。Aplin 和 Birch(1970)报道了 *Phlogophora meticulosa* 雄蛾味刷中所含的三种化合物。这些化合物是:6-甲基-5-庚烯-2-酮,6-甲基-5-庚烯-2-醇和2-甲基正丁酸。他们的观察结果是,雄蛾沿雌蛾性信息素气迹飞向雌蛾,并在飞行的过程中打开味刷。对几十头雄蛾交配行为进行观察分析,38%的雄蛾打开味刷。33%的雄蛾成功地完成交配。对30头雄蛾去掉其味刷,虽然它们仍能被雌蛾的性信息素组分所诱引,但无一头雄蛾能与雌蛾成功地交配。由此可以推测,*P. meticulosa* 雄蛾味刷化合物在两性交配过程中可能起到进一步激发雌蛾性欲的作用。

金翅夜蛾亚科的许多种类有与粉纹夜蛾相似的味刷结构。这些味刷很容易通过挤压向外翻转。烟芽夜蛾雄蛾味刷着生于生殖节,当雄蛾接近雌蛾准备交配时,味刷呈扇形撒开。Hendricks 等(1975)发现雄蛾味刷中的化合物有使雌蛾停止求偶的作用。

Szentesi 等(1975)在对甘蓝夜蛾两性交配行为初步的研究中发现,雄蛾味刷抽提物使雌蛾抖动双翅并保持适当的交配姿势。不同于 *P. meticulosa*,Toth(1982)发现甘蓝夜蛾雄蛾味刷在交配的过程中不停地伸缩,除去雄蛾味刷并不影响雌雄交配。这两种有差异的研究结果仍有待于通过实验进行进一步的证实。

雄性信息素的另一种作用方式就是对同一性别其他个体的抑制作用。如黎豆夜蛾有两对味刷,一对位于第八腹节的中央,另一对着生于腹部末端的第九腹节。从第八腹节味刷中鉴定出的化合物为(3*Z*,6*Z*,9*Z*)-二十一碳三烯,这种化合物也是雌蛾信息素组分中的成分之一。雌雄两性具有相同性信息素组分的现象引导人们产生这样的假设:一头受引诱的雄蛾在飞向正在求偶的雌蛾之际,它也释放出信息化合物,使雌蛾性信息素组分中化合物的比例发生改变,这种信息传递给同种其他雄性个体,阻止它们的到来,以使交配不受干扰。

Hirai 等(1978)认为一点黏虫雄性味刷化合物对雄蛾的作用仅限于近距离。进一步观察发现另一种更为明显的现象是同一种气味对于同种其他雄性个体具有抑制作用。对此也存在争论,Fitzpatrick 等(1989)认为 Hirai 等所观察到的现象是由于雌蛾性信息素组分对雌蛾产生了较强的迷向作用,而不是雄蛾性信息素组分所产生的排斥作用。然而,除掉雄蛾味刷的确对两性交配有着明显的影响。

透翅蝶雄蝶的味刷位于后翅的前缘,其形状犹如睫毛。从中释放的化合物可使其他雄蝶不去靠近。Pliske(1975)从这种蝶类的味刷中分离得到内酯,它对雌蝶有引诱作用,但对雄蝶有忌避作用。从其化学结构分析,这种内酯应该是吡咯嗪的代谢产物。

近缘种间采用雌性信息素组分进行生殖隔离是众所周知的现象。如雌蛾一样,鳞翅目雄性昆虫也能通过这一手段达到种间生殖隔离的目的。烟草粉斑螟雄蛾性信息素的合成物以及抽提物能够引起同种雌蛾产生全部的行为反应。除此之外,雄蛾性信息素对近缘种雌蛾也有交互引诱作用。如五种仓库害虫它们的雌蛾性信息素都以(9*Z*,12*E*)-十四碳烯醇醋酸酯为基本成分,这些种类的性行为在一天之中能够重叠出现,雌蛾产生的信息素对其他种类也有引诱作用。然而,种间交配在以上情况出现仍然很少发生,其主要原因是由于雄蛾交配行为以及雄蛾翅臀区味刷中化合物种类的不同。如烟草粉斑螟和 *Cadra figulilella* 的交配很难成功,观察时发现,雌蛾在交配时一旦与雄蛾接触,它的腹部就从求偶姿势降低到接受姿势。这种姿势使交配变得困难,可被认为是雌蛾对雄蛾的拒绝行为。同种之间交配时,雌蛾的腹部在接受雄蛾交配暗示以后即抬起使交配易于进行。

Baker 和 Carde(1979)认为这种交配行为可能与雌蛾在性选择过程中对雄蛾的要求有关,雄蛾味刷伸展可被看成是两性互相选择在种类进化中留下的“仪式化”产物。最早能够引起雌蛾产生相关适应性的刺激性化合物可能是由于同源种间交叉引诱所出现的选择错误导致雌蛾对雄蛾味刷化合物的偏向。这种引诱现象在 *Grapholitha* 的同一属内出现,苹小果蠹(*G. prunivora*)雄蛾在交配过程中也伸缩味刷,但其伸缩频率明显高出梨小食心虫。雄蛾在伸出味刷的过程中必须回到雌蛾的后面并迫使雌蛾停止活动才能使交配得以成功。在近缘种间,由于雌蛾的性信息素组成在结构上具有较大的相似性,雄蛾能够被其他种雌蛾所产生的性信息素激起性行为反应,但是交配很难进行,原因是梨小食心虫雄蛾等待着雌蛾与它的接触,而另一种雌蛾对梨小食心虫雄蛾产生的性信息素没有反应。在不同种的两

性个体间不能产生能使之协调的行为。苹小果蠹雄蛾则干扰梨小食心虫雌蛾,它们不停地撞击雌蛾而不是等待被引诱雌蛾的到来。

虽然欧洲巢蛾属(*Yponomeuta*)的许多种类之间在遗传基因和性状上有较大的差异,雌蛾的性信息素组分也足以使种类间产生生殖隔离,但是在特定条件下,如较高的性信息素浓度仍能够对不同种雄蛾产生一定程度的引诱作用。然而,雌蛾对其他种雄蛾有明显的拒绝行为,显然这是由于雄蛾产生的性信息素组分存在差异。

2. 双翅目昆虫

如鳞翅目昆虫一样,多数双翅目昆虫是由雌虫释放信息素吸引雄虫,但也有雄虫释放信息素吸引雌虫。如寡毛实蝇属(*Dacus* spp.)和库蚊属(*Culex* spp.)等。不同种的双翅目昆虫产生性信息素的部位也有很大差异,如家蝇、果蝇(*Drosophila melanogaster*)等昆虫是由表皮特化的细胞产生,而实蝇则是由直肠腺产生。在引诱距离上,双翅目昆虫的化学通讯多表现在近距离的相互引诱。在田间试验中,樱桃绕实蝇(*Rhagoletis cerasi*)雄蝇释放的性信息素可吸引 2 m 以内的雌蝇。一种麻蝇(*Sarcophaga bullata*)雄蝇的性信息素能吸引 45 cm 以内的雌蝇。而有些舌蝇(*Glossina*)的雌蝇信息素只在接触时才有引诱效果,使雄蝇产生交尾欲望和增加接触时间。

已有 43 种双翅目昆虫性信息素有过研究报道,对其中的 17 种已鉴定出化学结构(Blomquist *et al.* ,1987)。双翅目昆虫的性信息素化学结构研究主要集中在家蝇科、舌蝇科、麻蝇科、厩蝇科、实蝇科和尖眼蕈蚊科。除橄榄实蝇的性信息素为 1,7 - 二氧螺旋[5,5]十一烷外,其他种类的性信息素都是利用不饱和烷烃化合物或醛类作为性信息素的,碳原子数从肉蝇(*Sarcophaga bullata*)的 6 个到采采蝇的 40 个不等(表 1.3)。

双翅目昆虫中雄蝇性信息素的发现仅限于实蝇科。雄性地中海实蝇(*Ceratitis capitata*)分泌的信息素有两种组分,即(6*E*) - 壬烯酸甲酯和(6*E*) - 壬烯醇。从雄性加勒比海实蝇(*Anastrephs suapemsa*)中分离出四种活性成分,初步鉴定为含一个或两个双键的壬醇及相对分子质量为 196 的两种乳酸酯化合物,但只有四种组分混合在一起时才具有较强的引诱作用。

表 1.3 部分双翅目昆虫性信息素

昆虫名称	学名	信息素组分
家蝇科	**Muscidae**	
小家蝇	*Fannia canicularis*	顺式 - 9 - 二十五烯
	Fannia femoralis	顺式 - 11 - 三十一烯
	Fannia pusio	顺式 - 11 - 三十一烯
	Haematobia irritans	顺式 - 9 - 三十烯;顺式 - 5 - 三十烯

续表

昆虫名称	学名	信息素组分
面蝇	*Musca autumnalis*	顺式-14-二十九烯;顺式-13-二十九烯;顺式-13-二十七烯
家蝇	*Musca domestica*	顺式-9-二十三烯;4,8-二甲基二十七烷;顺式-13-甲基二十九烷
厩蝇科	**Stomoxyidae**	
厩蝇	*Stomoxys calcitrans*	13-甲基-1-三十一醛;13-甲基-1-三十三醛;顺式-9-三十一烯;顺式-9-三十三烯
实蝇科	**Trypetidae**	
橄榄实蝇	*Dacus oleae*	1,7-二氧螺旋[5,5]十一烷

3. 鞘翅目昆虫

(1) 性信息素

鞘翅目是昆虫纲中最大的一个目,主要由甲虫和象鼻虫组成,危害农作物、果园、森林、食品、家具和毛纺织品等,对人类造成无法估量的经济损失。但有关鞘翅目性信息素研究的深度和广度远不如鳞翅目昆虫。至1985年鉴定的鞘翅目昆虫的信息素仅20多种,分属8个科(棘胫小蠹科、叩头甲科、象甲科、金龟甲科、拟步甲科、皮蠹科、谷盗科和豆象科),其中5个科9个种为性信息素,其余为聚集信息素。到1993年,鉴定了聚集信息素的鞘翅目昆虫达56个种,而性信息素的鉴定却没有很大进展。造成这种研究状况的原因有如下几点:一是鞘翅目昆虫的生活世代较长,大多需1~2年才能发生一代,室内大量饲养困难较大;二是鞘翅目昆虫性信息素腺体位置差异较大,如已报道的鳃金龟性信息素腺体有的位于鞘翅基部,有的位于腹末两节节间膜下,还有的是由腹内共生菌产生;三是鞘翅目昆虫信息素的结构比较复杂多样,大多具环状结构,有的分子还具有手性结构,这些光学活性的化合物在色谱分离和结构鉴定中都具有较大的难度。

鞘翅目信息素化学结构鉴定的首篇报道是由Silverstein在第16届国际昆虫学年会上报告的,他从雄性加州五条齿小蠹的粪便排泄物中分离和鉴定出引诱两性聚集的三种萜烯醇化合物:(-)-2-甲基-6-亚甲基-7-辛烯-4-醇,(+)-顺式马鞭烯醇和(+)-2-甲基-6-亚甲基-2,7-辛二烯-4-醇。这三种化合物单独使用时都没有引诱活性,但它们按照一定比例的组合则显示出强烈的引诱活性。迄今为止,已被鉴定出化学结构的鞘翅目信息素仍为数不多,主要分属于金龟甲科、皮蠹科、小蠹科、窃蠹科、叩头甲科、豆象科、叶甲科、拟步甲科、筒蠹科、象甲科(刘孟英,1997)。鞘翅目昆虫的性信息素有脂肪族类化合物,也有杂环萜类等化合物;多为雌性释放信息素吸引雄性,也有雄性释放信息素吸引雌性

的。分泌腺体多在腹部末端，也有在胸部的，小蠹科则在后肠处。有些信息素是昆虫自身合成的，也有的是把寄主植物萜类化合物转化为自身的信息素（表1.4）。

表1.4 鞘翅目昆虫性信息素

昆虫名称	学名	信息素组分
窃蠹科	**Anobiidae**	
日本烟草甲	*Lasioderma serricorne*	4,6-二甲基-7-羟基-3-壬酮
药材甲	*Stegobium paniceum*	2,3-二氢-2,3,5-三甲基-6-(1-甲基-2-氧丁基)-4H-吡喃-4-酮
豆象科	**Bruchidae**	
绿豆象	*Callosobruchus chinensis*	(*E*)-3,7-二甲基-2-辛烯-1,8-二酸
菜豆象	*Acanthoscelides obtectus*	(-)-(*E*)-2,4,5-十四碳三烯酸甲酯
叶甲科	**Chrysomelidae**	
瓜十一星叶甲	*D. undecimpunctata*	10-甲基-2-十三酮
玉米幼芽根叶甲	*D. virgifera*	8-甲基-2-癸酸丙酯
金龟甲科	**Scarabaeidae**	
新西兰肋翅鳃金龟	*C. zealandica*	苯酚
日本金龟子	*Popillia japanica*	(*R*,*Z*)-5-(-)-(癸-1-烯基)氧杂戊烷-2-酮(*R*对映体)
红铜丽金龟	*Anomala rufocuprea*	(*Z*)-5-十四碳烯酸甲酯
赤铜丽金龟	*Anomala cuprea*	(*R*,*Z*)-5-(-)-(癸-1-烯基)氧杂戊烷-2-酮
宣氏丽金龟	*Anomala schonfeldti*	(*E*)-2-壬烯-1-醇
樱桃绿丽金龟	*Anomala daimiana*	(*R*,*Z*)-5-(-)-(癸-1-烯基)氧杂戊烷-2-酮
东方异丽金龟	*Anomala orientalis*	(7*Z*)-十三烯-2-酮
扁绿丽金龟	*Anomala octiescostata*	(*R*,*Z*)-5-(-)-(癸-1-烯基)氧杂戊烷-2-酮
小青铜金龟奇岛亚种	*Anomala albopilosa sakishiman*	(*R*,*Z*)-5-(-)-(癸-1-烯基)氧杂戊烷-2-酮
阿坂丽金龟	*Anomala azakada*	(*S*,*Z*)-5-(+)-(1-癸烯基)二氢呋喃酮-2

续表

昆虫名称	学名	信息素组分
小青铜金龟指名亚种	*Anomala albopilosa albopilosa*	(*R*,*Z*) - 5 - (-) - (癸 - 1 - 烯基) 氧杂戊烷 - 2 - 酮;(*E*) - 2 - 壬烯醇;(*E*) - 2 - 壬烯醛;苯甲酸甲酯(10:3:3:1)
暗褐鳃角金龟	*H. parallela*	2 - 氨基戊酸甲酯;6 - 甲基 - 2,5 - 辛二烯 - 2 - 醇
黑七鳃金龟	*Heptophylla picea*	(*R*,*Z*) - 7,15 - 十六碳二烯 - 4 - 内酯
小蠹科	**Scolytidae**	
西部松大小蠹	*D. brevicomis*	(±) - exo - brevicomin - 7 - 乙基 - 5 - 甲基 - 6,8 - 二氧双环[3.2.1]辛烷
南部松小蠹		马鞭烯酮;反式马鞭烯酮
拟步甲科	**Tennebrionidae**	
杂拟谷盗	*Tribolium confusum*	1 - 十五烯;正十六烷;1 - 十七烯;十七烷二烯烃
皮蠹科	**Dermestidae**	
黑斑皮蠹	*Trogoderma glabrum*	反式 - 14 - 甲基 - 8 - 十六碳烯醛
谷斑皮蠹	*T. granarium*	反式和顺式 - 14 - 甲基 - 8 - 十六碳烯醛
肾斑皮蠹	*T. inclusum*	顺式 - 14 - 甲基 - 8 - 十六碳烯醛;顺式 - 14 - 甲基 - 8 - 十六碳烯醇
黄足圆皮蠹	*Anthrenus flavipes*	顺式 - 3 - 十碳烯酸
大片黑皮蠹	*Attagenus megatoma*	反式 - 3,顺式 - 5 - 十四碳双烯酸
叩头甲科	**Elateridae**	
甜菜叩头甲	*Limonius californicus*	戊酸
太平洋岸叩头甲	*Limonius canus*	己酸
筒蠹科	**Lymexylonidae**	
	Hylecoetus dermestoides	2,5 - 二甲基 - 2 - 异丙基 - 2,3 - 二氢呋喃

由于鉴定的信息素数量有限,很难全面总结和概括其化学结构的规律性。就已鉴定的金龟甲科 10 种金龟子性信息素活性组分而言,多数为含有烯烃取代基的氧杂戊烷 - 2 - 酮,如赤铜丽金龟、扁绿丽金龟等性信息素活性成分都有(*R*,*Z*) - 5 - (-)(癸 - 1 - 烯基)氧杂戊烷 - 2 - 酮。阿坂丽金龟则使用(*S*,*Z*) - 5 - (+) - (1 - 癸烯基)二氢呋喃酮 - 2 作为性信息素。金龟甲科的另外一些金龟子则以带功能基

团的链烯烃作为性信息素，如(2*E*) - 壬烯 - 1 - 醇是宣氏丽金龟的性信息素成分。就已鉴定的鳃金龟性信息素而言，多数是结构较为简单的天然化合物，如苯酚、氨基酸衍生物等，但也并非完全如此，黑七鳃金龟的性信息素则是结构复杂的链烯衍生物(*R*,*Z*) - 7,15 - 十六碳二烯 - 4 - 内酯。

在鞘翅目昆虫中，象甲科、皮蠹科、豆象科和小蠹科的雄虫均具有分泌性信息素的习性。象甲科中，从雄性棉铃象甲(*Anthonomus grandis*)中鉴定出四种成分的聚集素和性信息素：(+) - (*Z*) - 2 - 异丙烯基 - 1 - 甲基环丁基乙醇、(*Z*) - 3,3 - 二甲基 - $\Delta^{1,\beta}$ - 环己基乙醇、(*Z*) - 3,3 - 二甲基 - $\Delta^{1,\alpha}$ - 环己基乙醛和(*E*) - 3,3 - 二甲基 - $\Delta^{1,\alpha}$ - 环己基乙醛。四种组分组合在一起时才有活性。田间试验表明，上述化合物对棉铃象甲的引诱作用和活虫相当。由于棉铃象甲的雄虫分泌的几种化合物对雌、雄两性均具有强烈的引诱作用，因此这类化合物也被称为聚集信息素。美核桃象甲(*Lurculio caryae*)仅鉴定出(*Z*) - 3,3 - 二甲基 - $\Delta^{1,\beta}$ - 环己基乙醇一种成分。

皮蠹科中，白腹皮蠹(*Dermestes maculatus*)雄虫第四节腹板上具毛刷的上表皮腺，分泌出四种异丙酯，其中(*Z*) - 9 - 十二烯异丙酯、(*Z*) - 9 - 十四烯异丙酯和(*Z*) - 9 - 十六烯异丙酯对雌虫有催欲作用。

豆象科中，菜豆象雄性信息素为(-) - (*E*) - 2,4,5 - 十四碳三烯酸甲酯，对同种雌虫具有强烈的吸引作用。

小蠹科中，已从五种小蠹的雄虫中鉴定出信息素。从雄性加州五条齿小蠹的粪便中分离和鉴定出引诱两性聚集的三种萜烯醇化合物：(-) - 2 - 甲基 - 6 - 亚甲基 - 7 - 辛烯 - 4 - 醇、(+) - (*Z*) - 马鞭烯醇、(+) - 2 - 甲基 - 6 - 亚甲基 - 2,7 - 辛二烯 - 4 - 醇。此三种化合物单独作用无引诱活性，组合在一起时具有强烈的引诱活性。在齿小蠹属中的其他种类也发现这三种化合物。西部松大小蠹雌虫排泄的虫粪中含有一种引诱两性的聚集素，结构鉴定为(±) - exo - brevicomin - 7 - 乙基 - 5 - 甲基 - 6,8 - 二氧杂双环[3.2.1]辛烷，国外商品名为(±) - exo - brevicomin - 西部松大小蠹，在虫粪中还发现其立体异构体桥 - 西部松大小蠹。

(2) 聚集信息素

昆虫聚集信息素(aggregation pheromone)通常被定义为由昆虫产生，并能引起雌、雄两性同种昆虫聚集行为反应的化学物质。昆虫通过聚集或获得有益的环境，或共享资源，或抵御外敌的侵袭。由于聚集信息素在生产和环境保护中的巨大应用潜力，国外在这一领域的研究进展迅速，目前已从多种昆虫中分离并鉴定了聚集信息素(姜勇等，2002；Chou *et al.*，1990)。

目前鉴定的昆虫聚集信息素主要在鞘翅目，另外，对蜚蠊目、直翅目、半翅目和双翅目也有研究。昆虫聚集信息素的主要成分多为一些烃、醇、醛、酮、酯、酸、酸酐、胺以及腈类化合物，而且多数昆虫的聚集信息素组分在同属中具有极大的相似性(表1.5)。鞘翅目中，仓储害虫和检疫害虫由于其危害性而受到很大的关注。仓储害虫中除豆象科和皮蠹科之外的其他所有储粮甲虫，雄虫都可产生聚集信息

素，以吸引雌虫和雄虫。检疫害虫小蠹虫，其信息素的主要成分多数为萜烯醇类，如小蠹烯醇、小蠹二烯醇、顺反式马鞭草烯醇和马鞭草烯酮等，也具有聚集小蠹虫的功能。

表 1.5　部分昆虫的聚集信息素

种类	聚集信息素成分	来源
蜚蠊目 Dictyoptera		
蜚蠊亚目 Blattellide		
德国小蠊 *Blattella germanica*	1 ,1 – 二甲基氨基 – 2 – 甲基 – 2 – 丙醇；氨；甲胺；二甲胺；三甲胺	♀、♂
直翅目 Orthoptera		
蝗科 Acrididae		
沙漠蝗 *Schistocerca gregaria*	苯乙腈；邻甲氧基苯酚；苯酚；茴香醚；安息香醛；藜芦醚	成、幼蝗 ♂
热带飞蝗 *Locusta migratoria*	苯乙腈；邻甲氧基苯酚和苯酚	成、幼蝗
半翅目 Hemiptera		
缘蝽科 Coreidae		
西针喙缘蝽 *Leptoglossus occidentalis*	反式 – 2 – 己烯醛；苯甲醇；α – 萜品醇；里哪醇；萜烯 – 4 – 醇；顺式薄荷醇	♂
蝽科 Pentatomidae		
褐珀蝽 *Plautia stali* Scott	反式 – 2,4 – 顺式 – 6 – 三烯癸酸甲酯	♂
橘刺蝽 *Biprorulus bibax* Breddin	(3*R*,4*S*,反 1′) – 3 ,4 – 双丁基(1′) 四氢 – 2 – 呋喃醇；里哪醇；法尼醇；橙花叔醇	♂
猎蝽科 Reduviidae		
Pristhesancus plagipennis	顺式 – 3 – 己烯基 – (*R*) – 2 – 羟基 – 3 – 甲基丁酸；3 – 甲基丁醇；2 – 苄基乙醇；顺式 – 3 – 己烯 – 1 – 醇；癸醛；反式 – 2 – 己烯酸	♂
双翅目 Diptera		
果蝇科 Drosophilidae		
Drosophila busckii	(*S*) – 2 – 十五烷基醋酸酯；2 – 十五碳酮	♂
D. buzzatii *D. martensis* *D. serido*	顺式 – 10 – 十七烯基 – 2 – 酮	♂

续表

种类	聚集信息素成分	来源
D. mulleri	(*S*)-2-十三烷基醋酸酯;(10*Z*)-十七烯基-2-酮	♂
舌蝇科 Glossinaidae		
采采蝇 *Glossina morsitans morsitans* W.	正十五烷	幼虫
G. morsitans centralis M.	正十二烷	幼虫
鞘翅目 Coleoptera		
长蠹科 Bostrychidae		
大粉长谷蠹 *Prostephanus truncatus*	1-甲基乙基-(2*E*)-2-乙基-2-戊烯酸酯	♂
Rhyzopertha dominica	(*S*)-(+)-1-甲基丁基-(2*E*)-2-甲基-2-戊烯酸酯;(*S*)-(+)-1-甲基丁基-(2*E*)-2,4-二甲基-2-戊烯酸酯	♂
扁甲科 Cucujidae		
锈赤扁谷盗 *Cryptolestes ferrugineus*	(4*E*,8*E*)-二甲基-4,8-癸二烯-10-交酯;(3*Z*,11*S*)-3-十二碳烯-11-交酯	♂
长角扁谷盗 *C. pusillus*	(3*Z*)-十二碳烯交酯;(5*Z*)-十四碳烯基-13-交酯;(3*Z*,6*Z*)-十二碳二烯交酯	♂
香蕉根象甲 *Cosmopolites sordidus*	(1*S*,3*R*,5*R*,7*S*)-2,8-二氧杂-1-乙基-3,5,7-三甲基-二环[3.2.1]辛烷	♀、♂
Dynamis borassi	(4*S*,5*S*)-4-甲基-5-壬醇	♂
西印度蔗象甲 *Metamasius hemipterus*	2-甲基-4-庚醇 4-甲基-5-壬醇	♂
亚洲鼻隐喙象 *Rhynchophorus bilineatus*	(4*S*,5*S*)-4-甲基-5-壬醇	♂
R. cruentatus	5-甲基-4-辛醇	♂
椰棕象甲 *R. ferrugineus*	4-甲基-5-壬醇 4-甲基-5-壬酮	♂
棕榈象甲 *R. palmarum* L.	6-甲基-(2*E*)-2-庚烯基-4-醇	♂
棕榈红隐喙象 *R. phoenicis*	3-甲基-4-辛醇	♂

续表

种类	聚集信息素成分	来源
豌豆根瘤象 *Sitona lineatus*	4－甲基－3,5－戊二酮；顺式－3－己烯－1－醇；顺式－3－己烯－1－乙酸酯；里哪醇	♂
露尾甲科 Nitidulidae		
Carpophilus antiquus	3－甲基－5－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*)－壬三烯； 3,5－二甲基－7－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－十一碳四烯； 4－甲基－6－乙基－(3*E*,5*E*,7*E*)－癸三烯	♂
C. brachypterus	3,5,7－三甲基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－癸四烯； 3,5,7－三甲基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－十一碳四烯； 3,5－二甲基－7－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－癸四烯； 4,6,8－三甲基－(3*E*,5*E*,7*E*,9*E*)－十一碳四烯； 3,5－二甲基－7－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－十一碳四烯	♂
C. davidsoni	3－甲基－5－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*)－壬三烯；4－甲基－6－乙基－(3*E*,5*E*,7*E*)－癸三烯；3,5,7－三甲基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－十一碳四烯；3,5－二甲基－7－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－十一碳四烯	♂ ♂
玉米露尾甲 *C. dimidiatus*	4－甲基－6,8－二乙基－(3*E*,5*E*,7*E*,9*E*)－十二碳四烯； 9－甲基－5,7－二乙基－(3*E*,5*E*,7*E*,9*E*)－十三碳四烯	♂
酱曲露尾甲 *C. hemipterus*	3,5,7－三甲基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－癸四烯； 3,5,7－三甲基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－十一碳四烯	♂
玉米红褐露尾甲 *C. mutilatus*	3,5－二甲基－7－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－癸四烯； 3,5－二甲基－7－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*,8*E*)－十一碳四烯； 3－甲基－5－乙基－(2*E*,4*E*,6*E*)－壬三烯； 7－甲基－5－乙基－(3*E*,5*E*,7*E*)－十一碳三烯； 4－甲基－6－乙基－(3*E*,5*E*,7*E*)－癸三烯	♂
隐喙象科 Rhynchophoridae		

续表

种类	聚集信息素成分	来源
谷象 *Sitophilus granaries* L.	(2*S*) – 甲基 – (3*R*) – 羟基戊酸 – 1 – 乙基丙酯	♂
米象 *S. oryzae*	5 – 羟基 – 4 – 甲基 – 3 – 戊酮	♂
金龟子科 Scarabaeidae		
二疣独角仙 *Oryctes rhinoceros* L.	4 – 甲基辛酸;4 – 甲基辛酸乙酯;4 – 甲基庚酸乙酯	♂
小蠹科 Scolytidae		
松圆头大小蠹 *Dendroctonus adjunctus*	瘤额大小蠹素[(*S*,*R*) – 1,5 – 二甲基 – 6,8 – 二噁[3.2.1]二环辛烷]; 顺式 – 马鞭草烯醇; 外 – 西松大小蠹素[(1*R*) – 外 – 7 – 乙基 – 5 – 甲基 – 6,8 – 二噁[3.2.1]二环辛烷]	♀、♂
西松大小蠹 *D. brevicomis*	西松大小蠹素	♀
瘤额大小蠹 *D. frontalis*	西松大小蠹素;瘤额大小蠹素;月桂烯;3 – 蒈烯	♀、♂
黄杉小蠹 *D. pseudotsugae*	瘤额大小蠹素;黄杉小蠹烯醇(1 – 甲基环氧己 – 2 – 烯 – 1 – 醇;3 – 甲基环氧己 – 2 – 烯 – 1 – 醇);乙醇	♂
	萜烯	寄主
美云杉毛小蠹 *Dryocoetes affaber* M.	(+) – 外 – 西松大小蠹素;(+) – 内 – 西松大小蠹素	♂
重齿小蠹 *Ips duplicatus*	小蠹二烯醇(2 – 甲基 – 6 – 亚甲基 – 2,7 – 辛二烯 – 4 – 醇)	♂
南部松齿小蠹 *I. grandicollis*	小蠹烯醇(2 – 甲基 – 6 – 亚甲基 – 7 – 辛烯 – 4 – 醇);顺式/反式马鞭草烯醇	♂
美东最小齿小蠹 *I. avulsus*	(*R*) – (2) – 小蠹二烯醇;(*S*) – (2) – 小蠹烯醇;顺式/反式马鞭草烯醇; 小蠹二烯醇	♂
异加州齿小蠹 *I. paraconfusus*	小蠹烯醇;小蠹二烯醇;顺式/反式马鞭草烯醇	♂
云杉松齿小蠹 *I. pini* S.	顺式/反式马鞭草烯醇;小蠹二烯醇(2 – 羟基 – 4,4,6 – 三甲基 – 2,5 – 环己二烯 – 1 – 酮)	♂

续表

种类	聚集信息素成分	来源
云杉八齿小蠹 *I. typographus*	顺式/反式马鞭草烯醇;小蠹二烯醇;小蠹烯醇;2-甲基-3-丁基-2-醇	
中穴星坑小蠹 *P. chalcographus* L.	2-乙基-1,6-二噁[4.4]螺壬烷;(2*E*,4*Z*)-2,4-甲基癸二烯酸酯;(2)2α/β-蒎烯	♂
Pityokteines elegans	(*S*)-(2)-小蠹烯醇;(+)-和(-)-小蠹二烯醇;小蠹烯酮	♂
波纹棘胫小蠹 *Scolytus multistriatus*	1-庚醇;波纹小蠹素(5-乙基-2,4-二甲基-6,8-二噁[3.2.1]二环辛烷);荜澄茄油烯	♂
	己醛;12-己醇	寄主
S. scolytus	4-甲基-3-庚醇;	♂
	苏-4-甲基-庚-3-醇;庚-3-醇;α-苏-4-甲基-波纹小蠹素	♂、♀
黑条木小蠹 *Trypodendron lineatum*	黑条木小蠹素[(1*R*)-1,3,3-三甲基-4,6-二噁[3.3.1.$0^{2,7}$]三环壬烷];乙醇;α-蒎烯	♂
锯谷盗科 Silvanidae		
锯谷盗 *Oryzaephilus surinamensis* L.	(3*Z*,6*Z*)-十二碳二烯-11-交酯;(3*Z*,6*Z*)-十二碳二烯交酯;(5*Z*,8*Z*)-十四碳二烯-13-交酯	♂
隐翅虫科 Staphylinidae		
隐翅虫 *Aleochara curtula*	(9*Z*)-十六碳烯酸异丙酯	♂
拟步行虫科 Tenebrionidae		
黄粉虫 *Tenebrio molitor*	乳酸	幼虫
赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*	4,8-二甲基癸醛	♂
T. freemani H.	4,8-二甲基癸醛	♂

4. 半翅目昆虫

半翅目昆虫有35 000多个种,生活在地上、地下或水中,至今还只是对少数种的性信息素进行过研究。水生的或半水生的,如龟蝽的雄虫多以编码水波为信息

来召唤雌虫或驱赶其他雄虫。而负子蝽则是以 2 - 乙烯酰乙酸酯作为性信息素。

斑腹刺益蝽(*Podisus maculiventris*)是第一个被鉴定出性信息素的捕食性半翅目昆虫(Aldrich *et al.* ,1984)。斑腹刺益蝽是北美最普通的捕食性蝽象,捕食鳞翅目昆虫和甲虫幼虫等。在繁殖期雄虫从大的腹腺通过翅下开口释放出性信息素(每头雄虫可释放约 1 mg 的分泌物)召唤雌虫。越冬雄虫在树萌芽之前就羽化出来,并不取食就释放性信息素召唤雌虫。新一代的雄虫可能先取食,然后再进行繁殖。信息素是不同的低相对分子质量化合物的混合物,从中鉴别出几种化合物,其中(*E*) - 2 - 己烯醛和 α - 萜品醇是其信息素。两者以 1:2 混合有最大的引诱力。田间试验合成的信息素除引来大量雌虫外,也能引来一些雄虫,因而也有聚集信息素的作用。

植食性的稻绿蝽(*Euschistus servus*)也是世界性的害虫。雄虫释放的信息素吸引雌虫,从信息素中分离出 4 种成分。室内实验雌虫只对 *Z* - 甜没药烯环氧化物有反应,其有顺反异构体,对于不同地理种群而言,顺反体比例不同。日本种群顺反体比例为 1:1,美洲和欧洲种群为 1:(2 ~4)。美国的和日本的杂交种其顺反体比例也在两者之间。

Euschistus 属有 60 余个种,为广泛分布的植食性蝽象,这个属有的种雄虫分泌的信息素主要成分是(2*E*,4*Z*) - 癸二烯酸甲酯,对雄虫和若虫也都有些引诱作用。而在北美为害梨的 *E. heros* 雄虫的信息素仅有微量的(2*E*,4*Z*) - 癸二烯酸甲酯,大量的是 2,6,10 - 三甲基十三碳酸酯。从扁盾蝽雄性个体上收集到的气体挥发物中分离出的 3 - 甲氧基 - 4 - 羟基苯甲醛和丙烯酸乙酯,对同种雌虫具有性刺激和强烈的引诱活性。蝽科的甘蓝菜蝽和云南菜蝽的报警信息素经鉴定为反式 - 2 - 己醛(表 1.6)。半翅目中令人讨厌的臭虫分泌一种反式 - 2 - 辛烯醛作为报警信息素。

表 1.6　半翅目昆虫性信息素的化学结构

昆虫名称	学名	信息素组分
	Euschistus heros	2,6,10 - 三甲基十三碳酸酯,(2*E*,4*Z*) - 癸二烯酸甲酯
扁盾蝽	*Eurygaster integriceps*	3 - 甲氧基 - 4 - 羟基苯甲醛,丙烯酸乙酯
云南菜蝽	*Eurydema pulchra*	反式 - 2 - 己醛(报警信息素)
甘蓝菜蝽	*Eurydema rugosa*	反式 - 2 - 己醛(报警信息素)
斑腹刺益蝽	*Podisus maculiventris*	(2*E*) - 己烯醛,α - 萜品醇
负子蝽	*Sphaerodema rustica*	2 - 乙烯酰乙酸酯

5. 同翅目昆虫

(1) 性信息素

同翅目蚧虫是农林业的一大害虫。至今已有 10 余种介壳虫的性信息素化学结构被鉴定出,其成分大多为 7 ~ 10 碳烯醇醋酸酯或丙酸酯等脂肪族化合物(表

1.7)，如康氏粉蚧(*Pseudococcus comstocki*)性信息素为2,6-二甲基-1,5-庚二烯-3-醇醋酸酯。但松干蚧用酮作为性信息素，如日本松干蚧性信息素为4,6,10,12-四甲基-(2*E*,4*E*)-十三碳二烯-7-酮(周琳等，1999)。

蚜虫是另一类产生性信息素的重要农业害虫。早在20世纪70年代，Pettersson等便证明二叉蚜属的卵生雌蚜通过释放挥发性的性信息素以引诱雄虫，这些性信息素由雌蚜后足胫节分泌。随后，Marsh等和其他研究者也发现巢菜修尾蚜、豌豆长管蚜、麦二叉蚜和甘蓝蚜的卵生雌蚜均产生性信息素来引诱同种雄蚜。它们的性信息素由两种单萜(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯和(-)-(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳醇组成，比例分别为(4~6):1和1:1。这两种组分以不同比例混合，也是桃蚜、黑豆蚜、豆卫茅蚜和麦二叉蚜的性信息素。但忽布疣蚜的卵生雌蚜的性信息素为(4*aR*,7*S*,7*aS*)-荆介乳醇(表1.7)(向余劲攻等，2001；Dawson *et al.*，1990；Pickett *et al.*，1992)。

表1.7　同翅目昆虫性信息素化学成分

昆虫名称	学名	信息素组分
盾蚧科	**Diaspididae**	
红圆蚧	*Anonidiella aurantii*	(3*S*,6*R*)-3-甲基-6-异丙烯基-9-癸烯-1-醇醋酸酯；(3*S*,6*R*)-3-甲基-6-异丙烯基-3,9-癸二烯-1-醇醋酸酯
黄圆蚧	*Anonidiella citrana*	反式-3,9-甲基-6-异丙基-5,8-癸二烯-1-醇醋酸酯
梨圆蚧	*Quadraspidiotus perhiciosus*	3-亚甲基-7-甲基-7-辛烯-1-醇丙酸酯； 顺式-3,7-二甲基-2,7-辛二烯醇丙酸酯； 反式-3,7-二甲基-2,7-辛二烯醇丙酸酯
桑白蚧	*Pseudaulacaspis pentagona*	(3*S*,6*R*)-3,9-二甲基-6-异丙烯基-3,9-癸二烯-1-醇丙酸酯
粉蚧科	**Pseudococcidae**	
康氏粉蚧	*Pseudococcus comstocki*	2,6-二甲基-1,5-庚二烯-3-醇醋酸酯
日本松干蚧	*Matsucoccus matsumurae*	4,6,10,12-四甲基-(2*E*,4*E*)-十三碳二烯-7-酮
美国红松干蚧	*Matsucoccus resinosae*	4,6,10,12-四甲基-(2*E*,4*E*)-十三碳二烯-7-酮

昆虫名称	学名	信息素组分
朝鲜黑松干蚧	*Matsucoccus thunbergianae*	4,6,10,12-四甲基-(2*E*,4*E*)-十三碳二烯-7-酮
海岸松干蚧	*Matsucoccus feytaudi*	(8*Z*,10*E*)-3,7,9-三甲基-8,10-十二烯-6-酮;(8*E*,10*Z*)-3,7,9-三甲基-8,10-十二烯-6-酮
以色列松干蚧	*Matsucoccus josephi*	(2*E*,6*E*,8*E*)-5,7-二甲基-2,6,8-十三烯-4-酮;(2*E*,6*Z*,8*E*)-5,7-二甲基-2,6,8-十三烯-4-酮
橘臀纹粉蚧	*Planococcus citri*	(1*R*-顺式),(+)-2,2-二甲基-3-(1-甲基乙烯基)环丁烷乙醇醋酸酯
蚜科	**Aphididae**	
甜菜蚜	*Aphis fabae*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯(-);(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介醇(29:1)
蚕豆修尾蚜	*Megoura viciae*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯;(-)-(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介醇(4~6:1)
豌豆长管蚜	*Acyrthosiphon pisum*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯;(-)-(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介醇(1:1)
麦长管蚜	*Sitobion avenae*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯
桃蚜	*Myzus persicae*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯;(-)-(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介醇(1:2)
草莓谷网蚜	*Sitobion fragariae*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介内酯
麦二叉蚜	*Schizaphis graminum*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯;(-)-(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介醇(1:8)
忽布疣蚜	*Phorodon humuli*	(1*R*,4*aR*,7*S*,7*aS*)-荆介乳醇;(1*S*,4*aR*,7*S*,7*aS*)-荆介乳醇
甘蓝蚜	*Brevicoryne brassicae*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯
莫达隐瘤蚜	*Cryptomyzus mautamanti*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯;(-)-(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介醇(1:25~50)
鼬瓣花隐瘤蚜	*Cryptomyzus galeopsidis*	(+)-(4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介乳酸内酯;(-)-(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介醇(1:25~50)
禾谷缢管蚜	*Rhopalosiphum padi*	(-)-(1*R*,4*aS*,7*S*,7*aR*)-荆介醇

(2) 报警信息素

报警信息素是昆虫对抗外来侵犯时释放的一种诱导产生聚集和防御行为的活性物质,这类化合物多具有相对分子质量低、挥发性高的特点。报警信息素的研究主要集中在同翅目和膜翅目,另外还有等翅目的白蚁。同翅目蚜虫的报警信息素研究得较为详细,Bowers 等早在 20 世纪 70 年代,就从蚜科的豌豆长管蚜和桃赤蚜分离并鉴定出其结构为倍半萜类的反式 - β - 法尼烯[(*E*) - β - Farnesene,EBF],它的告警效果可维持 1 h 左右。该化合物中 π 键的存在是活性的重要因素,中间位置双键的反式构型和第三个双键处于异丙烯末端也很重要。等翅目中的白蚁报警信息素在受威胁时直接弥散于空气中,刺激附近白蚁产生聚集行为。例如一种澳洲白蚁(*Nasutitermes*)的兵蚁,从其头部的特殊腺体中分泌出一种 α - 蒎烯,起诱导其他兵蚁聚集和致使小动物麻痹的作用。另外,*Drepanotermes* 属和 *Amitermes* 属的白蚁释放一种苧烯和萜品油烯化合物刺激其他兵蚁产生攻击行为。

6. 膜翅目昆虫

蜜蜂是社会性昆虫,蜂王的上颚腺和背腺能分泌和释放出多组分的蜂王信息素。羽化数日后处女王离巢飞空,同时释放性信息素,吸引附近大量雄蜂尾追,在 10 m 左右空中交尾。已从蜂王上颚腺和背腺中分离出信息素的主要成分,化学结构鉴定为(*E*) -9 - 氧 -2 - 癸烯酸(Lensky *et al.* ,1981; 1985; 1987)。

叶蜂科类松黄叶蜂、红头新松叶蜂、白松新松叶蜂和红松新松叶蜂的性信息素为 3,7 - 二甲基十五烷 -2 - 醇乙酸酯(松叶蜂醇乙酸酯),五针松叶蜂的性信息素为另一种结构类似物,即 3,7 - 二甲基十五烷 - 2 - 醇丙酸酯(松叶蜂醇丙酸酯)(表 1.8)。

表 1.8 膜翅目昆虫性信息素化学成分

昆虫名称	学名	信息素组分
蜜蜂科	**Apidae**	
东方蜜蜂	*Apis cerana*	(*E*) -9 - 氧 -2 - 癸烯酸
大蜜蜂	*Apis dorsata*	(*E*) -9 - 氧 -2 - 癸烯酸
小蜜蜂	*Apis florea*	(*E*) -9 - 氧 -2 - 癸烯酸
意大利蜂	*Apis mellifera*	(*E*) -9 - 氧 -2 - 癸烯酸;(*E*) -9 - 羟 -2 - 癸烯酸
叶蜂科	**Tenthredinidae**	
松黄叶蜂	*Neodiprion sertifer*	3,7 - 二甲基十五烷 -2 - 醇乙酸酯
红头新松叶蜂	*Neodiprion lecontei*	3,7 - 二甲基十五烷 -2 - 醇乙酸酯
白松新松叶蜂	*Neodiprion pinetum*	3,7 - 二甲基十五烷 -2 - 醇乙酸酯
红松新松叶蜂	*Neodiprion nanulus*	3,7 - 二甲基十五烷 -2 - 醇乙酸酯
五针松叶蜂	*Diprion similis*	3,7 - 二甲基十五烷 -2 - 醇丙酸酯

膜翅目蚁类和蜂类的报警信息素研究较多，蚁类的报警信息素由多种化合物组成(表1.9)。蚁亚科的戕螱蚁(*Gnamptogemys pleurodon*)利用6-甲基水杨酸甲酯作为报警信息素。蚁科中的一种蚁 *F. zateca*，其肛门腺分泌出三个环戊基酮化合物，据结构鉴定为2-甲基-环戊酮、乙酰基-2-甲基环戊酮和2-乙酰基-3-甲基环戊烯。这些物质起防御作用，同时也是报警信息素的一部分。在膜翅目的蜜蜂中，其报警信息素是多种成分组成的混合物，2-庚酮和异戊基乙酸酯被视为两种报警信息素物质。尽管这两种物质都能够激发防御反应，但它们的功能是不同的(Balderrama *et al.*，2002)。最近有研究分离到了报警信息素的一个新的成分，异戊基乙酸酯的衍生物3-methyl-2-buten-1-ylacetate(Hunt *et al.*，2003)。

表1.9 膜翅目若干蚁类的报警信息素

亚科	属	化学结构
真蚁亚科 Dolichoderinae	*Iridomyrmes*	2-庚酮
	Dolichoderus	4-甲基-2-庚酮
	Tapinoma	2-甲基-4-庚酮
		6-甲基-5-庚烯酮
蚁亚科 Formicinae	*Acanthomyops*	香茅醛
		牻牛儿醛
		橙花醛
		正十一烷
	Formica	甲酸
	Camponotus	正癸烷
		正十二烷
切叶蚁亚科 Myrmicinae	*Myrmica*	3-辛酮
	Pogonomyrmex	3-壬酮
	Crematogaster	4-甲基-3-庚酮
		6-甲基-3-辛酮
	Manica	2-己醛
		4-甲基-3-己酮
		4,6-二甲基-4-辛烯-3-酮
		3-癸酮
	Messor	对二甲苯
	Mycocepurus	邻氨基苯乙酮
猛蚁亚科 Ponerinae	*Poltothyreys*	二甲基二硫化物
		二甲基三硫化物
	Odontomachus	2,5-二甲基-3-异戊基吡嗪
		2,6-二甲基-3-正戊基吡嗪
		2,6-二甲基-3-正丁基吡嗪

7. 蜚蠊目昆虫

蜚蠊是一种世界性卫生大害虫。我国已知的室内蜚蠊有 4 科 6 属 13 种，主要种类有美洲大蠊、德国小蠊、澳洲大蠊、日本大蠊、黑胸大蠊和东方大蠊等。至今为止，涉及蜚蠊种内化学通讯的信息素，主要有性信息素、聚集信息素和扩散信息素。已有信息素研究报道的蜚蠊种类、信息素主要化学成分及其来源见表 1.10。这些研究结果表明，同为 *Periplaneta* 属的 3 种蜚蠊，美洲大蠊、烟色大蠊和日本大蠊的性信息素，其化学成分非常相似，并且对异种的雄成虫亦有一定引诱作用。如在日本大蠊的性信息素中尽管不存在美洲大蠊酮 B 和美洲大蠊酮 A 两种成分，但这两种化合物仍对日本大蠊的雄成虫有明显的引诱作用。在折翅蠊科下的 Oxyhaloinae 亚科，各种蜚蠊（如 *Nauphoeta cinerea*）的雄成虫能产生两类化学信号物，一类是引诱雌成虫的性信息素，另一类是完成交配必需的信息素。

表 1.10　蜚蠊信息素

信息素	蜚蠊种类	主要化学成分	来源
性信息素	美洲大蠊（*Periplaneta americana*）	美洲大蠊酮 B	雌成虫
	烟色大蠊（*P. fuliginosa*）	美洲大蠊酮 D	雌成虫
	日本大蠊（*P. japonica*）	美洲大蠊酮 J	雌成虫
	长须蜚蠊	带蠊吡喃酮	雌成虫
	一种带蠊（*Supella longpalpa*）	带蠊吡喃酮	雌成虫
	德国小蠊（*Blattella germanica*）	3,11－二甲基－2－二十九酮（Ⅰ）；29－羟基－3,11－二甲基－2－二十九酮(Ⅱ)	雌成虫
扩散信息素	美洲大蠊（*P. americana*）	油酸和亚油酸	虫体体表
	德国小蠊（*B. germanica*）	相对分子质量 7.77×10^5 ~ 8.2×10^4 的蛋白质	唾液
聚集信息素	德国小蠊（*B. germanica*）	1－二甲氨基－2－甲基－2－丙醇；氨；甲基胺；二甲基胺；三甲基胺等	虫粪

扩散信息素研究得较清楚的只有 2 例（表 1.10）。从结果来看，这些化学成分的挥发性较低，因此这些扩散信息素主要在近距离内起作用。扩散信息素的种特异性不强。如美洲大蠊的扩散信息素也对其他 4 种蜚蠊，包括同一个属的澳洲大

蠊和褐色大蠊以及非同一个属的德国小蠊和 *Bdiscoidalis* 有效。

对聚集行为及聚集信息素研究得最多的是德国小蠊。已明确该聚集信息素来源于德国小蠊的虫粪，主要的化学组成是几种胺类物质，包括氨、甲基胺、二甲基胺、三甲基胺以及 1－二甲氨基－2－甲基－2－丙醇等，其中 1－二甲氨基－2－甲基－2－丙醇是活性最强的组分。

二、结构与活性的关系

1. 多元组分

昆虫性信息素的一个主要特征是具有高度种属专一性，其通常利用多组分性信息素成分作为种内化学通讯信息道。多数昆虫性信息素由两种以上组分组成，并按一定比例组成，仅用单一组分作为其性信息素的昆虫很少。如马尾松毛虫（*Dendrslimus punctatus*）性信息素由（5*Z*,7*E*）－十二碳二烯醇［（5*Z*,7*E*）－12：OH］、（5*Z*,7*E*）－十二碳二烯乙酸酯［（5*Z*,7*E*）－12：OAc］和（5*Z*,7*E*）－十二碳二烯丙酸酯［（5*Z*,7*E*）－12：Pr］构成。用多种信号化合物进行通讯，容易实现种属专一性。共地域发生的近缘种昆虫之间实现种间生殖隔离是依赖于不同物种所具有的多组分性信息素的种的特异性，而不是依赖于性信息素中某一特定的化合物成分，因而只有完整的性信息素才能激起同种昆虫其他个体的最大行为反应（Linn *et al.*，1986；1988；Ashraf *et al.*，1999）。同一物种昆虫性信息素也存在着地理种群的差异（Miller *et al.*，1997）。这些现象都反映出昆虫利用信息素作为化学通讯信道的复杂性、性信息素化学结构和活性间的微妙关系以及结构和种间生殖隔离的奥秘。

2. 结构的特殊性

昆虫信息素化学结构有着很大的特异性，活性与结构、比例和浓度等有着很强的相关性。如鳞翅目昆虫性信息素的化学结构比较简单，但特异性很强，稍微改变一下化学结构就会造成引诱活性的大幅度降低，甚至完全失去活性。大量的田间试验表明，昆虫对其性信息素结构中的双键位置、碳链长短和顺反异构体等要求非常严格。粉纹夜蛾的性信息素主成分是顺式－7－十二碳烯醇醋酸酯，碳链长短或双键位置稍经变化，其对雄蛾的诱捕率竟下降 80%～90%；双键位置从第 7 位移至第 9 位或第 5 位时，最低活性浓度相差 3 个数量级以上。舞毒蛾性信息素为（7*Z*）－8－环氧－2－甲基－十八烷，其合成类似物的田间试验表明，环氧基团位置变更，活性成千倍下降；即使甲基侧链位置稍作移动，活性也至少下降到原来的 5%。

虽然不同昆虫间的性信息素的组分在结构上有较大的差异，但一般同属昆虫的性信息素组分结构具有较大的相似性，而同属的各种间主要是靠组分比例的变化来实现种间隔离。如在灰翅夜蛾属昆虫中，除了（11*Z*）－十六碳烯醇醋酸酯［（11*Z*）－16：OAc］只在 *S. eridania*，*S. sunia* 和 *S. frugiperda* 的性腺抽提物中存在以外，其他组分：（9*Z*）－十四碳烯醇醋酸酯、（11*Z*）－十四碳烯醇醋酸酯、（9*Z*）－十

四碳烯醇和(9*Z*,12*E*) - 十四碳烯醇醋酸酯几乎在所有的已知此属昆虫的性信息素腺体中普遍存在。

近年来,人们还发现性信息素不同的对映物有时具有不同的引诱活性。如捷克的 Toth 等(1989)报道了 4 种苜宿尺蛾的性信息素的组分为(3*Z*,6*Z*,9*Z*) - 十七碳三烯、(6*Z*,9*Z*) - 顺式 - 3,4 - 环氧十七碳二烯,后者的 3*R*,4*S* 对映体是天然组分,田间试验只有纯的 3*R*,4*S* 对映物才具有活性。醋栗尺蠖(*Abraxas grossulariata*)性信息素的组分为(6*Z*,9*Z*) - 顺式 - 3,4 - 环氧十七碳二烯,用纯的对映体作田间试验,只有 3*S*,4*R* 对映物才具有活性。榆花尺蠖(*Abraxas sylvata*)性信息素的组分为(6*Z*,9*Z*) - 顺式 - 3,4 - 环氧十七碳二烯,3*S*,4*R* 对映物具有活性。

另外,即使在同一种昆虫中,性信息素的组分和比例也可能随不同的地理分布而发生一些微小的变异。如海灰翅夜蛾(*Spodopera littoralis*)分布于欧洲、亚洲、非洲,其性信息素首先被鉴定为(9*Z*,11*E*) - 十四碳烯醇醋酸酯(1),(9*Z*) - 十四碳烯醇醋酸酯(2),(11*E*) - 十四碳烯醇醋酸酯(3),饱和十四碳醋酸酯(4),然而研究学者发现不同起源的海灰翅夜蛾性信息素有不同的变异。在以色列发现其性信息素组分中化合物(1),(2),(3)的比例分别是 33%、46% 和 9%,(11*Z*) - 14: OAc(5)的比例为 7%。希腊的克里特、以色列和埃及的求偶雌蛾研究发现,埃及雌蛾包括化合物(1),(2),(3),(4),但化合物(4)和(2) + (3)组分含量远远高于组分(1),以色列品系以组分(4)和(9*Z*,12*E*) - 14: OAc 为主。克里特种群中产生饱和醋酸酐化合物(4)。另外,同种不同个体间性信息素在比例上也存在一定的差别,马尾松毛虫的性信息素由(5*Z*,7*E*) - 十二碳二烯 - 1 - 醇及其乙酸酯、丙酸酯三种成分组成,但不同个体间比例差异较大,这三种成分比例的变化对马尾松毛虫诱蛾影响不大。

三、信息素类似物

昆虫信息素的研究和开发是生物防治害虫的一个重要方面。然而,昆虫性信息素在生物体内含量极少。一般情况下,一个单虫体的含量仅在 10^{-9} 级,使得直接利用天然信息素于生产实践有一定的困难,因而化学合成信息素的研究手段成为信息素研究的一个重要方面。应用在实践上,通常对合成的大量信息素类似物进行筛选,进而得到对防治有作用的活性物质。

1. 改变化学结构使性能得到改善

有些信息素的天然结构在自然条件下不稳定,易氧化分解,因而阻碍了该信息素在农业生产上的应用。例如,许多种蚜虫的报警信息素的主要成分反式 - *β* - 法尼烯(EBF)就是易氧化分解的一种化合物。许多研究者对 EBF 分子进行结构改造和修饰,得到许多 EBF 类似物,并对它们的构效关系进行了研究,以期发现稳定性好且有较好报警活性的化合物(张钟宁等,1988; Dawson *et al.*,1982;1988)。杨新玲等(2003)研究了 EBF 一氟取代物的结构及其与 EBF 结构的差异。另外,在地老虎、增切根虫、棉褐带卷蛾、硬毛叶蛾等鳞翅目几种昆虫中都存在一种性信

息素组分（Z/E）－7－十四碳烯醇醋酸酯，而 Struble（1983）发现其类似物（Z/E）－十五碳烯－4－乙酸酯与其具有相同的生物活性，但可以看出，后者较前者在物化特性上，更为稳定。

2. 旋光异构体和消旋体

在信息素的研究过程中，人们发现许多性信息素的旋光异构体和外消旋体化合物能模拟天然性信息素的生物活性，引起了昆虫学家和化学家的极大兴趣。例如欧洲玉米螟和红带卷叶蛾的主要性信息素成分均为顺式－11－十四碳烯醇醋酸酯（1），将（1）化合物画成（2）的构型并将 10 和 14 位碳原子联结成环状化合物9－（2－环戊烯基）壬醇醋酸酯（3），结果发现化合物（3）和（1）一样对欧洲玉米螟及红带卷叶蛾具引诱作用（图 1.1）。化合物（3）有两种旋光对映体（4）和（5）。生物测定结果证明欧洲玉米螟对（S）－（－）－9－（2－环戊烯基）壬醇醋酸酯（4）有反应，而对（R）－（＋）对映体却几乎无反应，对外消旋化合物的反应介于上述两者之间。红带卷叶蛾对（S）－（－）和（R）－（＋）对映体的反应相等，而对外消旋化合物的反应比较强。又如舞毒蛾性信息素顺式－7，8－环氧－2－甲基十八烷的（＋）和（－）对映体具不同的生物活性（杜家纬，1988）。

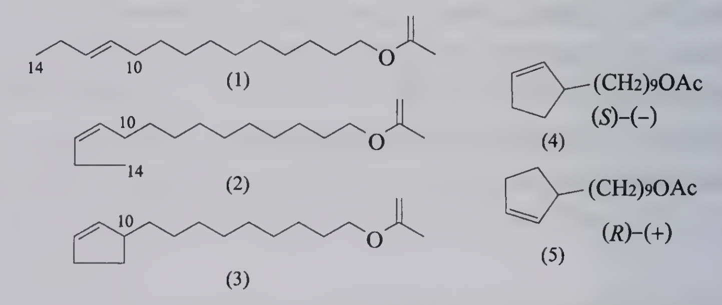


图 1.1　顺式－11－十四碳烯醇醋酸酯的几种异构体

3. 信息素抑制剂

从大量性信息素类似物的筛选研究中，发现许多类似物对性信息素引诱活性具有抑制作用。这些抑制剂本身无引诱作用，化学结构多半和性信息素相仿。较有趣的例子是如果在棉红铃虫性信息素粗提物周围放置顺式－7－十六碳烯醇酸酯（一种海克引诱剂），则粗提物的引诱作用受到抑制；而假使在顺式－7－十六碳烯醇酸酯内加入十四碳醇醋酸酯的话，则顺式－7－十六碳烯醇酸酯引诱棉红铃虫的作用又被抑制了。相反，十四碳醇醋酸酯对粗提物却无抑制作用，这种引诱和被抑制的三角关系至今尚不清楚。

据报道，鳞翅目中若干种类的雌蛾性信息腺体中就存在具抑制作用的组分，推测这些组分可能是性信息素生物合成中的前体。譬如舞毒蛾性信息素腺体中存在一种顺式－7－十八碳烯烃化合物，对雄蛾的定向具抑制作用。云杉卷叶蛾腺体中含有对性信息素具有强烈抑制作用的反式－11－十四碳烯醇。棉红铃虫中有一种顺式，顺式－和顺式，反式－7，11－十六碳二烯醇对高斯性信息素有抑制作用。卷

叶蛾科的三带卷叶蛾(*Pandemis limitata*)的性信息素为顺式-9-十四碳烯醇醋酸酯和顺式-11-十四碳烯醇醋酸酯(6:94),当加入6%的反式-11-十四碳烯醇醋酸酯时,则使其几乎完全丧失引诱雄蛾的能力(杜家纬,1988)。

4. 其他类型的信息素类似物

何复梅等(1997)在家白蚁跟踪信息素的研究过程中,从31种真菌种类中,用双圈法筛选出对家白蚁具有很强跟踪活性的一种工程细菌,并用于大量生产。用该细菌喂家白蚁,被取食量很大,证明为家白蚁所喜食。使用培养的F88菌加灭蚁药制成F88诱杀块,已成功消灭家白蚁60多巢,效果显著,为家白蚁的防治开辟了一条新途径。这种利用害虫吸食食物加入杀虫药剂的综合方法,在表观意义和生产实践上,可认为是有效的聚集信息素或者追踪信息素的模拟诱剂方法。

四、结 语

昆虫信息素化学结构有着很大的特异性,其活性与结构、比例和浓度等有着很强的相关性。近年来,人们还发现信息素不同的对映物有时具有不同的引诱活性。另外,即使在同一种昆虫中,信息素的组分和比例也可能随不同的地理分布而发生一些微小的变异。昆虫信息素的研究和开发是生物防治害虫的一个重要方面。然而,昆虫信息素在生物体内含量极少。在一般情况下,一个单虫体的含量仅在10^{-9}级,使得直接利用天然信息素于生产实践有一定的困难,因而化学合成信息素的研究手段成为信息素研究的一个重要方面。

我国自20世纪60年代末就对马尾松毛虫、亚洲玉米螟以及棉红铃虫雌蛾腹端粗提物进行实验室生物活性测定和田间诱捕试验。这些早期研究主要侧重于雌蛾求偶期的观察、提取溶剂和不同时间的提取效果等初步探索。随着研究工作的深入,先后建立了以触角电位和行为风洞设施为主的生测技术,开始利用毛细管气相色谱、质谱以及气相色谱-质谱联用(GC-MS)等分离和结构测定技术。至今,已鉴定和合成了60多种鳞翅目主要农林害虫的昆虫信息素和引诱剂,并有效地应用于农林害虫的测报和防治。然而,我国昆虫信息素合成成本居高不下,这些价格昂贵的化合物使我国昆虫信息素在大面积应用推广时受到很大的限制。目前,我国昆虫信息素的产业化合成的水平与国外差距相当大,很多产品主要依赖于从国外进口。因此,昆虫信息素化学合成的方法论研究乃是今后在这一领域的研究重点之一。此外,昆虫信息素的室外应用效果还取决于相关的应用配套设施以及对信息素组分中一些微量成分的进一步鉴定,因此,这些方面也将是今后的重要研究内容。

参考文献

杜家纬. 1988. 昆虫信息素及其应用. 北京:中国林业出版社,1-221.

杜家纬. 2004. 我国化学生态学研究的回顾和展望//李文华,赵景柱. 生态学研究回顾与展望. 北京:气象出版社,45-54.

何复梅,戴自荣,梁锦英,黄珍友,李理,夏传国,钟俊鸿.1997.家白蚁跟踪信息素类似物及其利用研究.昆虫天敌,19:70-74.

姜勇,雷朝亮,张钟宁.2002.昆虫聚集信息素.昆虫学报,45:822-832.

刘孟英.1997.金龟甲类昆虫性信息素研究进展.昆虫知识,34:356-359.

王荫长.2001.昆虫生物化学.北京:中国农业出版社,449-488.

向余劲攻,张广学,张钟宁.2001.蚜虫性信息素.昆虫学报,44:235-239.

杨新玲,阚炜,黄文耀,张钟宁.2003.蚜虫报警信息素类似物的结构与生物活性关系.昆虫学报,46:660-664.

张钟宁,Pickett J. A. 1988.几种具有生物活性的蚜虫报警信息素类似物.昆虫学报,31:435-438.

周琳,李锦辉,房付林,王强.1999.介壳虫性信息素研究进展.河南林业科技,19:11-15.

Aldrich J. R., Kochansky J. P., Brams C. B. A. 1984. Attractant for a beneficial insect and its parasitoids: Pheromone of the predatory spined soldier bug, *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Environment Entomology*, 13:1 031-1 036.

Aplin R. T., Birch M. C. 1970. Identification of odorous compounds from male Lepidoptera. *Experientia*, 26:1 193-1 194.

Arn H., Toth M., Priesner E. 1992. *List of sex pheromones of Lepidoptera and related attractants*. 2nd ed. OILB, Swiss Federal Research Station, Wadenswil, Switzerland.

Ashraf E. S., Josef G., Peter W., Heinrich A. 1999. Charcterization of pheromone blend for grapevine moth, *Lobesia botrana* by using flight track recording. *Journal of Chemical Ecology*, 25:1 999.

Baker T. C., Carde R. T. 1979. Endogenous and exogenous factors affecting periodicties of female calling and male sex pheromone response in *Grapholita molesta* (Busck). *Journal of Insect Physiology*, 15:943-950.

Balderrama N., Nunez J., Guerrieri F., Giurfa M. 2002. Different functions of two alarm substances in the honeybee. *Journal of comparative physiology A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology*, 188:485-491.

Blomquist G. J. T., Dillwith J. W., Adams T. S. 1987. Biosynthesis and endocrine regulation of sex pheromone production in Diptera//Prestwich G. D., Blomquist G. J. *Pheromone Biochemistry*. New York: Academic Press, 217-250.

Chou T. S., Liang D., Carter C. S. 1990. Effects of mating and grouping on oocyte development and pheromone release activities in *Supella longipalpa* (Dictyoptera: Blatellidae). *Environmental Entomology*, 19:1 716-1 721.

Conner W. E., Roach B., Benedict E., Meinwald J., Eisner T. 1990. Courtship pheromone production and body size as correlates of larval diet in males of the arctiid moth *Utetheisa ornatrix*. *Journal of Chemical Ecology*, 16:543-552.

Dawson G. W., Gibson R. W., Griffiths D. C., Pickett J. A., Rice A. D., Woodcock C. M. 1982. *Aphid alarm* pheromone derivatives affecting settling and transmission of plant viruses. *Journal of Chemical Ecology*, 8:1 377-1 378.

Dawson G. W., Griffiths D. C., Pickett J. A., Plumb R. T., Woodcock C. M., Zhang Z. N. 1988. Structure/activity studies on aphid alarm pheromone derivatives and their fields use against transmission of Barley Yellow warf virus. *Pesticide Science*, 22:17-30.

Dawson G. W., Griffiths D. C., Merritt L. A. 1990. Aphid semiochemicals—a review and recent ad-

vances on the sex pheromone. *Journal of Chemical Ecology*,16:3 019-3 030.

Fitzpatrick S. M. ,McNeil J. N. ,Miller D. 1989. Age-specific titer and antennal perception of acetic acid,a component of male *Pseudaletia unipuncta*(Haw.) hairpencil secretion. *Journal of Chemical Ecology*,15:641-648.

Hendricks D. E. ,Shaver T. N. 1975. Tobacoo budworm:male suppressed emission of sex pheromone by the female. *Environmental Entomology*,4:555-558.

Hirai K. ,Shorey H. H. ,Gaston L. K. 1978. Competition among courting male moths:male-to-male inhibitory pheromone. *Science*,202:644-645.

Hunt G. J. ,Wood K. V. ,Guzmán-Novoa E. ,Lee H. D. ,Rothwell A. P. ,Bonham C. C. 2003. Discovery of 3-methyl-2-buten-1-yl acetate,a new alarm component in the sting apparatus of africanized honeybees apparatus of africanized honeybees. *Journal of Chemistry Ecology*,29:453-463.

Lensky Y. ,Finkel A. ,Cassier P. ,Teeshbee A. ,Schlesinger R. 1987. The tarsal glands of the honeybee(*Apis mellifera* L.)queens,workers and drones-chemical characterization of foot-print secretions. *Honeybee Science*,8:97-102.

Lensky Y. ,Cassier P. ,Finkel A. ,Delorme-Joulie C. ,Levinsohn M. 1985. The fine structure of the tarsal glands of the honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenotera). *Cell and Tissue Research*,24:153-158.

Lensky Y. ,Slabezki Y. 1981. The inhibiting effect of the queen bee(*Apis mellifera* L.)foot-print pheromone on the construction of swarming queen cups. *Journal of Insect Physiology*,27:313-323.

Linn C. E. J. ,Campbell M. G. ,Roelofs W. L. 1986. Male moth sensitivity to multicomponent pheromonescritical role of female-released blend in determining the functional role of components and active space of the pheromone. *Journal of Chemical Ecology*,12:659-668.

Linn C. E. J. ,Campbell M. G. ,Roelofs W. L. 1988. Temperature modulation of behavioural thresholds controlling male moth sex pheromone response specificity. *Physiology of Entomology*,13:59-68.

Miller D. R. ,Gibson K. E. ,Raffa K. F. ,Seybold S. J. ,Teale S. A. ,Wood D. L. 1997. Geographic variation in response of pine engraver,*Ips pini*,and associated species to pheromone,lanierone. *Journal of Chemical Ecology*,23:2 013-2 031.

Nishida R. ,Baker T. C. ,Roelofs W. L. 1985. Hairpencil pheromone components of male oriental fruit moths *Grapholita molesta*. *Journal of Chemical Ecology*,8:947-959.

Pickett J. A. ,Wadhams L. J. ,Woodcock C. M. ,Hardie J. 1992. The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology*,37:67-90.

Pivnick K. A. ,Dornik J. L. ,Moneil J. N. 1992. The role of the androconia in the mating behavior of the European skipper,*Thymelicus lineola*,and evidence for a male sex pheromone. *Physiology of Entomology*,17:260-268.

Pliske T. E. 1975. Courtship behavior and use of chemical communication by males of certain species of ithomiinae butterflies(Lepidoptera:Nymphalidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 68:935-942.

Struble D. L. 1983. Sex pheromone of *Euxoa drewseni*:chemical identification,electrophysiological evaluation,and field attractancy tests. *Journal of Chemical Ecology*,9:335-346.

Szentesi Á. ,Tóth M. ,Dobrovolszky A. 1975. Evidence and preliminary investigations on a male aphrodisiac and a female sex pheromone in *Mamestra brassicae* L. *Acta Phytopathy Hungary*,10:425-429.

Toth M. 1982. Male produced pheromone of *Mamestra brassicae* (L.) (Lepidoptera:Noctuidae):its

possible role in courtship behavior and study of other effects. *Acta Phytopathogen Academy Science Hung*, 17 : 123-132.

Toth M. , Buser H. R. , Pena A. 1989. Identification of(3Z,6Z)-1,3,6-9,10- epoxyhenicosatriene and (3Z,6Z)-1,3,6-9,10-epoxycosatriene in the sex pheromone of *Hyphantria cunea*. *Tetrahedron Letter*, 30 : 3 405-3 408.

Voerman S. 1988. The pheromone bank : a collection of unsaturated compounds indispensible for discovery of sex attractants for Lepidoptera. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 21 : 31-41.

昆虫的化学感觉机理

周国鑫[1]　纪锐[1]　娄永根[1]

第2章

摘　要

昆虫通过化学感受器与其周围环境中的化学信息发生联系，化学感觉在其觅食、求偶以及产卵等重要生物学过程中发挥着重要作用。昆虫的化学感觉包括嗅觉和味觉两个方面，分别通过嗅觉感受器和味觉感受器进行感知。昆虫的嗅觉编码起始于气味分子进入嗅觉感受器，脂溶性的气味分子与气味结合蛋白结合后，被输送到嗅觉神经元的树突附近，通过与树突上的气味受体蛋白形成复合物，导致嗅觉神经元细胞膜的通透性发生变化，产生受体电位，最终导致动作电位的释放，并通过嗅觉神经元的轴突输出至中枢神经系统。昆虫味觉感觉机理与嗅觉编码机理类似，味觉刺激物通过与味觉受体结合使味觉神经元树突细胞膜通透性发生改变，并最终产生动作电位。目前，有关昆虫化学感觉机理，已在昆虫气味结合蛋白、嗅觉受体、味觉受体以及受体电位产生机理等方面取得了重要研究进展。本章主要对这些方面的最新研究成果进行综述，并提出今后的研究方向。

① 浙江大学昆虫科学研究所，杭州 310029，E-mail：yglou@ zju. edu. cn（娄永根）

前言

昆虫通过化学感受器与其周围环境中的化学信息发生联系。通过特定的化学感觉机理,昆虫可感知来自种内、种间以及无机环境中的各种化学信息,为其自身寻找适宜的食物、配偶以及生存与繁殖场所(如躲避天敌、避免或减少竞争等),从而达到最大的成功繁殖。昆虫的化学感觉包括嗅觉和味觉两个方面,分别通过嗅觉感受器和味觉感受器进行感知。化学分子通过化学感受器的开口进入感受器腔内,并向神经元树突膜内渗透,结果引起膜电位的变化,产生动作电位和脉冲信号,再经神经元轴突将电信号传递到中枢神经系统。不同的感受细胞接受不同的化学物质,并对化学物质的质和量进行编码,传递到中枢神经后再由中枢神经进行解码,并根据外部和内部其他信息,综合后发出指令,产生行为反应。随着分子生物学、基因组学、蛋白质组学等学科的发展及其相关研究技术的渗透,对于昆虫化学感觉机理的认识越来越深入,尤其是在对周围神经系统的化学感觉机理认识方面。本章将主要就昆虫化学感觉机理的最新研究成果作一综述。

一、昆虫的化学感受器

1. 昆虫化学感受器的分类及一般结构

昆虫感受器为特化的昆虫表皮部分,是昆虫感受外界信息的最小功能单位。根据扫描电镜下的结构差异可将昆虫感受器分为三类(Altner, 1977),即壁孔感受器(具有许多只有在电镜下才可以观察到的孔,通常为嗅觉感受器)、顶孔感受器(侧壁无孔,只有顶端有一孔,通常为味觉感受器)和无孔感受器(侧壁和顶端均无孔,为机械、湿度或温度感受器)(Altner, 1977)。昆虫的化学感受器主要是壁孔感受器与顶孔感受器,每一类又可以进一步分为单壁、双壁或厚壁以及基窝可曲与不可曲等类型。化学感受器根据功能不同,主要可分为嗅觉感受器和味觉感受器。

昆虫的化学感受器主要分布在昆虫触角、触须、足以及产卵器上。化学感受器一般由一个或多个双极的感受神经元、辅助细胞及外围的角质成分、真皮和最外层的表皮组成。通常每个感受器含有 3 个辅助细胞(鞘细胞、毛原细胞、膜原细胞),其中鞘细胞包围着神经元,形成感受器淋巴腔和树突鞘。昆虫化学感受神经元的结构与脊椎动物的相似,树突由神经元顶端伸出,在神经元的基部伸出相对较长的轴突。

2. 嗅觉感受器

嗅觉感受器属于多孔感受器,多分布于昆虫的触角和触须上。不同昆虫之间,嗅觉感受器的大小、分布和数量变化很大。每个嗅觉感受器含有 1 至 4 个嗅觉感受细胞神经元(olfactory receptor neurons, ORNs)(图 2.1),这些神经细胞属于双极神经元,具有高度分支的树突(Stocker, 1994)。每个细胞在树突部的细胞膜上能特异性表达相应的嗅觉受体蛋白,这些神经细胞的胞体位于触角角质表皮的下方,而树突端则延伸到嗅觉感受器的感觉孔,并浸没在表皮细胞分泌的富含钾离子和

蛋白质的淋巴液内(Stocker, 1994)。嗅觉感受器可以将识别的外周化学信号分子编码成特定的电信号传送到触角叶(antennal lobes, ALs)。研究发现不同形状的感受器能选择性地接收某一类化学物质的刺激(Yao *et al.*, 2005)。

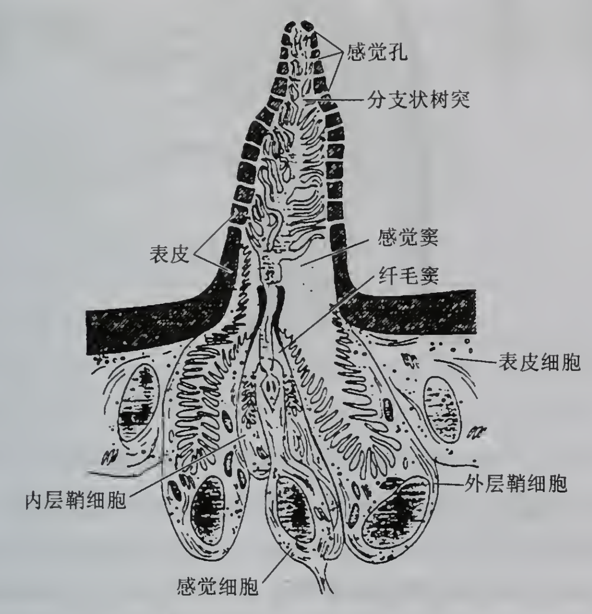


图 2.1　昆虫嗅觉感受器的基本模式图（Frazier, 1992）

3. 味觉感受器

和嗅觉感受器不同,昆虫的味觉感受器是通过直接接触来感知化学物质,属于顶孔感受器（Kvello *et al.*,2006）(图 2.2)。一般情况下味觉感受器兼有化学感受器和机械力感受器的功能。昆虫的味觉感受器主要位于口器、尾须、触角和产卵器等部位。此外,大多数昆虫的翅上也存在少量的味觉感受器,而直翅目昆虫的味觉感受器则遍布身体的各个部位(Bernays *et al.*, 1994)。味觉感受器形状多样,但多呈毛状,其分布和数量在不同昆虫间差异较大。每个味觉感受器内有 1 到多个双极神经元,一般为 4 ~ 6 个,并伴随 2 到多个鞘细胞（Frazier, 1992;Bernays *et al.*, 1994),神经元以不分支的树突伸入到感受器顶部的孔口,以此与外界信息联系。

已有学者对苍蝇、蚊类、蜜蜂、蛾类、蝗虫、叶蝉、蚜虫、蝴蝶等的味觉感受器进行了研究,研究得最多的是双翅目昆虫,如黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)、伏蝇(*Phormia regina*)等(Zacharuk, 1980; Murata *et al.*, 2006; Lee *et al.*, 2009)。味觉感受器具有两种形态类型:味觉毛(taste hairs)和味觉桩(taste pegs)。果蝇每半个唇瓣覆盖着大约 31 条按常规模式排列的味觉毛和味觉桩。每个感受器通常由四个味觉神经元和一个机械力感受神经元支配。这些味觉神经元在果蝇体内广泛分布,可以感知外界糖类、盐类、苦味物质(Falk *et al.*,1976)。

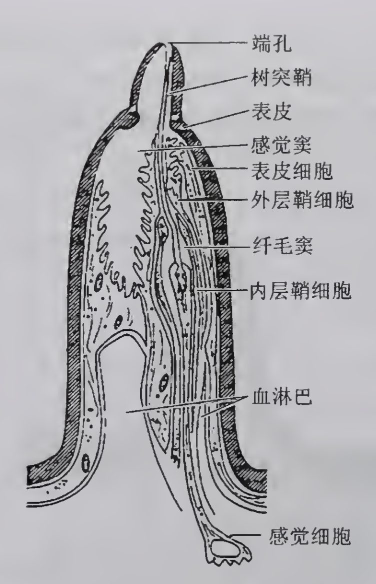


图 2.2　昆虫味觉感受器的基本模式图(Frazier, 1992)

一般认为昆虫和哺乳动物的盐类感应是由阿米洛利(amiloride)敏感的 DEG/ENaC 钠离子通道进行(Meunier *et al.*, 2003)。阻碍果蝇 DEG/ENaC 基因——*Pickpocket*11 和 *Pickpocket*19 在味觉感受器中的表达,将会导致果蝇对盐类行为反应消失(Liu *et al.*, 2003)。果蝇对苦味物质的应答功能在感受器中有不同程度的异质性(Meunier *et al.*, 2003)。有研究发现盐类敏感神经元对苦味刺激物也能做出应答(Liscia *et al.*, 2004)。

二、嗅觉感觉机理

1. 嗅觉编码的一般过程

昆虫的嗅觉编码起始于气味分子进入嗅觉感受器。嗅觉感受器的表皮分布有许多小孔,环境中的气味分子进入这些小孔后,由于是脂溶性的,必须与水溶性的气味结合蛋白(odorant-binding protein, OBP)结合形成复合物后,才能扩散到嗅觉感受器的淋巴液中,通过淋巴液趋向嗅觉神经元的树突,并与树突上的气味受体蛋白形成复合物,完成早期嗅觉加工(early olfactory processing, EOP),这一过程也称为周围受体活动(perireceptor events)(Jacquin - Joly *et al.*, 2004)。气味结合蛋白运输气味分子至嗅觉神经元树突上,相应的嗅觉受体(olfactory receptors,Ors)与气味分子结合使神经元细胞膜的通透性发生变化,导致感受器电位产生并形成一系列的电位脉冲,这些电位脉冲携带了有关气味分子的质、量和持续时间等信息不断地投射到中枢神经系统。目前,被广大学者所认可的嗅觉编码过程中动作电位的产生途径主要有以下 3 种 (图 2.3),其中第一种可能是昆虫嗅觉神经中的主要途径。

(1) IP_3 途径

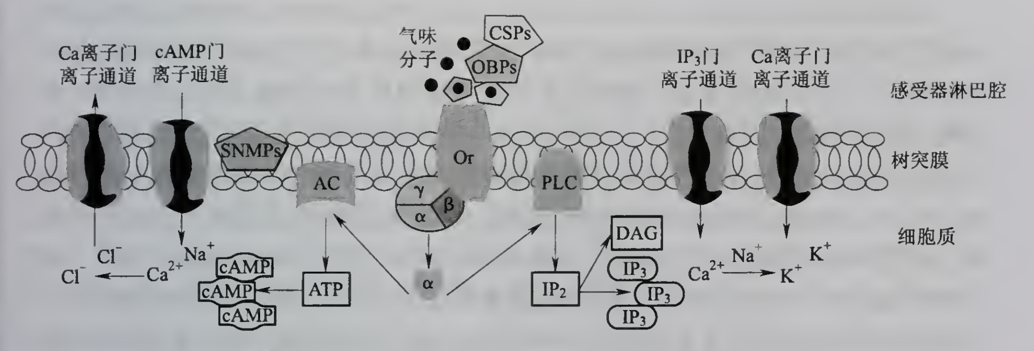


图 2.3　鳞翅目昆虫嗅觉感受(Korsching, 2004; Ruebenbauer, 2006)

CSPs(chemosensory proteins):化学感受蛋白;SNMPs(sensory neuron membrane proteins):感觉神经元膜蛋白

气味分子从感受器表面通过微孔进入孔腔后,被气味结合蛋白运载到感受器树突膜上的受体位点上,高度特异性的受体被激活,蛋白质的构象发生改变,使与嗅觉受体偶联的相关 G 蛋白(鸟苷酸结合蛋白)迅速激活磷脂酶 C (phospholipase C, PLC),催化 4,5 - 磷脂酰肌醇二磷酸(inositol biphosphate, IP_2)裂解成第二信使 1,4,5 - 肌醇三磷酸 (inositol triphosphate, IP_3)和甘油二酯(diacylglycerol, DAG)(娄永根等, 2001; Campanacci *et al.*, 2003)。IP_3 与受体结合可以诱导受体通道如 Ca^{2+} 通道的打开,Ca^{2+} 从胞内贮存库中释放,造成阳离子内流,细胞内 Ca^{2+} 水平的升高导致通道开启,引起细胞膜的去极化,产生受体电位,Ca^{2+} 浓度逐渐升高到一定阈值时又使对 Ca^{2+} 敏感的 K^+ 通道电压阀开启,共同引起嗅觉受体神经元的进一步去极化(雷宏等, 2005;Jacquin - Joly *et al.*, 2004)。

(2) cAMP 途径

气味分子结合到属于 G 蛋白偶联受体(GPCR)家族的气味受体上,偶联异三聚体 G 蛋白,G 蛋白包含 α、β 和 γ 3 种亚基。通过 G 蛋白介导的信号传递通常由 α 亚基来实现,由于 α 亚基具有多种明显不同的结构,因此可能是 α 亚基赋予了 G 蛋白特异性,刺激腺苷酸环化酶(adenylate cyclase, AC)催化腺苷三磷酸(adenosine triphosphate, ATP)生成环腺苷酸(cyclic adenosine monophosphate, cAMP),引发环化核苷通道(cyclic nucleotide-gated)的开放,允许 Ca^{2+} 和 Na^+ 等阳离子进入,从而使细胞去极化。由于嗅觉神经元中 Cl^- 浓度较高,在 Ca^{2+} 激活 Cl^- 通道时,从胞内流出 Cl^-,使细胞进一步去极化,产生动作电位(Korsching, 2004)。

(3) 以上两种途径的联合作用

气味分子结合到嗅觉神经元树突膜上的 G 蛋白偶联受体,形成一个高亲和力的表面来结合异三聚体 G 蛋白,导致 G 蛋白 α 亚基的释放,从而激活磷脂酶 C (PLC)和腺苷酸环化酶(AC)。PLC 引发 4,5 - 磷脂酰肌醇二磷酸(IP_2)水解生成胞内的第二信使 1,4,5 - 肌醇三磷酸(IP_3)和甘油二酯(DAG),AC 催化 ATP 生成第二信使 cAMP。cAMP 和 IP_3 均能够打开阳离子通道,导致离子内流,引发膜的去极化作用,最终诱发影响神经信号的动作电位的产生(Ruebenbauer, 2006)。

最新研究结果表明昆虫的嗅觉机理与其他动物明显不同。在脊椎动物以及线虫中，气味分子作用于嗅觉感受器，并引发精巧的连锁反应，最后打开细胞表面的“离子门”，允许大量离子进入细胞，从而将气味信息传到脑部。昆虫不需要中间步骤，而是直接激活“离子门”。离子门是一种圈形的蛋白质，它可以与某些分子结合并改变形状，允许或限制离子进入细胞。研究人员将气味物质喷到夜蛾、冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)和果蝇嗅觉感受器的细胞表面，发现电活动发生得很快，说明昆虫嗅觉感受过程涉及的步骤不多。此外，研究者通过处理让涉及 G 蛋白信号通路的一些蛋白质失活，结果发现离子门未受影响，反复试验的结果证明气味直接打开离子通道，昆虫的嗅觉并不使用 G 蛋白信号通路。昆虫嗅觉感知过程涉及的离子通道是由一前一后 2 个蛋白组成的复合体：嗅觉受体及共受体 Or83b。共受体在离子通道中是很普遍的，但嗅觉受体是昆虫特有的。通过膜外向外式膜片钳(outside-out patch-clamp)技术，在爪蟾卵母细胞和 HEK293T 细胞膜表达昆虫 Or 复合物，证明其本身具有通道活性，且形成的配体门控离子通道可能是昆虫对气味分子反应的一个独特策略。这种复合体是由配体激活的非选择性阳离子通道，允许所有阳离子通过，只要离子拥有正电荷，通道就不加选择地放行，这是气味信号能更快传至昆虫大脑的原因(Sato *et al.*, 2008)。

受体电位经树突扩散至嗅觉神经元的细胞体，感受神经元的轴突汇集在一起，沿轴突传导到中枢神经系统(central nervous system, CNS)。在中枢神经系统中，嗅觉神经元的轴突直接伸入中脑。中脑由两个不同的区域组成，一个是触角叶(antennal lobe, AL)，另一个是触角机械运动中心(antennal mechanosensory and motor centre, AMMC)(Röstelien *et al.*, 2005)。不同类型的神经元在触角叶集中，触角的锥形神经元位于中部，毛形神经元位于侧面。触须的锥形神经元位于前中部，腔锥神经元位于腹中部(Couto *et al.*, 2005)。进入触角叶中的轴突，被重新组织分别进入触角叶中不同的神经纤维球(glomeruli)。一个嗅觉感受神经元的轴突只进入一个神经纤维球，而在一个神经纤维球中则有很多轴突汇聚(convergence)(Hildebrand, 1995)。轴突的重新组织是根据嗅觉神经元的分子接受范围(molecular receptive range, MRR)或所表达的嗅觉受体进行的，分子接受范围相同或非常相似的嗅觉神经元的轴突，或表达相同嗅觉受体的嗅觉神经元的轴突，传入到同一个神经纤维球(Smith, 2007)。神经纤维球主要由嗅觉神经元轴突终端、触角叶输出神经元、联系神经元和离心反馈神经元的轴突，以及它们之间的突触组成(Hildebrand, 1995)。

功能相近的嗅觉神经元重组后进入一个神经纤维球，从而导致了原始信号的放大和背景噪声的降低(Barnea *et al.*, 2004; Feinstein *et al.*, 2004)。触角叶的输出神经元包括单神经纤维球输出神经元和多神经纤维球输出神经元，并且在神经纤维球之间存在着复杂的联系神经网络，直接导致了二级神经元(即触角叶)的反应谱不同于周围受体的反应谱，从而使气味分子图像发生改变(Visser, 1986)。由此可知，神经纤维球主要有两种功能：一种是对信号的放大作用，即汇聚作用；另一

种则是对信号的加工和整合。

经加工后的电信号，由离开触角叶的输出神经元传送到前脑。前脑中分布有蕈状体（mushroom body），对气味有学习和记忆功能（Heisenberg, 2003）。已有研究结果表明，在蛾类和美洲蜚蠊（*Periplaneta americana* Linnaeus）中，昆虫信息素和食物气味的信息加工处理是通过两种不同类型的神经纤维球到达前脑的。信息素受体只与大神经纤维球相连，而食物气味受体与小神经纤维球相接（Homberg *et al.*, 1989; Hildebrand, 1995; Hildebrand *et al.*, 1997）。动作电位的频率变化编码了有关气味的质、量、时间与空间等信息，中枢神经系统对这些信息进行解码与整合，当达到某个阈值时便诱导动作电位的产生，使昆虫行使嗅觉高级功能，向运动神经元发出指令，做出相应的反应（雷宏等, 2005；赵新成等, 2006; Rospars *et al.*, 2003）。

2. 嗅觉相关蛋白

（1）气味结合蛋白

昆虫气味结合蛋白（OBPs）主要是特异性地分布于触角嗅觉神经元周围的淋巴液中，极少数出现在其他部位如呼吸系统（Li *et al.*, 2008）。Vogt 和 Riddiford（1981）用标记性外激素的方法，在多音天蚕蛾（*Antheraea polyphemus*）的触角淋巴液中首次发现了性信息素结合蛋白（pheromone-binding protein, PBP）。1990 年，Breer 等进一步分离得到普通气味结合蛋白（general odorant-binding protein, GOBP）。而截至 2009 年 7 月，在同源蛋白家族数据库 Pfam 中已可检索到 107 种昆虫的 617 种气味结合蛋白（http://pfam. sanger. ac. uk/family? PF01395）。

根据结合的配体、同源性以及它们所表达的不同感受器类型可将 OBPs 分为：性信息素结合蛋白（PBPs）、普通气味结合蛋白（GOBPs）（Vogt *et al.*, 1991；Steinbrecht, 1996）和触角结合蛋白 X（antennal binding protein X, ABPX）（Krieger *et al.*, 1996；Vogt *et al.*, 1999）。其中，PBPs 可特异性地结合昆虫性信息素；GOBPs 能够更广泛地结合一般的气味分子，如特异性较低的植物挥发物等，可分为 GOBP1 和 GOBP2 两个亚类。

昆虫 OBPs 是一类相对分子质量为 $(15 \sim 17) \times 10^3$ 的水溶性球蛋白，典型特征是 N 端有一段 20 个氨基酸左右的信号肽，序列中有 6 个保守的半胱氨酸残基。OBPs 在昆虫嗅觉感受器的辅助细胞中表达并分泌到细胞外，充斥在感觉毛的内腔中，被神经元树突周围水溶性的胞外蛋白所包围。

尽管目前已鉴定出大量的昆虫 OBPs，但是对它们具体的生理功能尚不十分清楚。编码 OBPs 的长序列基因表明，OBPs 具有多种与嗅觉并不相关的生理功能，但 OBPs 确实在嗅觉信号传导过程中起着十分关键的作用。OBPs 的生理功能可概括如下：① 运输作用：可作为脂溶性气味分子的溶剂和载体，在亲水性的淋巴液中传递气味分子，激活嗅觉感受神经元；② 选择性过滤作用：OBPs 特异性结合和运输特定的信息素分子（杜永均等，1995），通过选择性结合特定的气味分子而起到外周滤器的作用；③ 清除或钝化作用：气味分子与感受神经元树突膜上的受体

结合刺激神经元产生电位反应后，OBPs 对气味分子进行降解、清除或钝化，阻止气味分子进一步刺激受体，从而也可起到一定的保护功能（Kaissling，1986；Pelosi *et al.*，1995）。

（2）化学感受蛋白

有科研人员在黑腹果蝇触角上发现了 OS－D（olfactory specific－D）（McKenna *et al.*，1994）和 A－10（Pikielny *et al.*，1994）这两种特殊的可溶性蛋白，它们无论结构还是功能都与传统的气味结合蛋白有明显的差别。这些类型的蛋白相对分子质量相对较小，一般为（10～15）$\times 10^3$，为酸性可溶性球蛋白，多肽链全长为100～115 个氨基酸，二级结构主要由 6 个 α 螺旋构成，有 4 个保守的半胱氨酸位点，并形成 2 个二硫键（Lartigue *et al.*，2002）。它们主要存在于昆虫的各种化学感受器中，可感受周围环境的化学刺激，被称为昆虫的化学感受蛋白（chemosensory proteins，CSPs）。昆虫的化学感受蛋白不仅在触角上有表达，而且能在身体其他部位如喙、足、下唇须及性腺等的化学感受器中表达。通过对沙漠蝗化学感受蛋白三级结构的分析发现，其多种多样的疏水腔是用来结合配体的，并可能在结合配体时允许配体构象发生不同的变化（Tomaselli *et al.*，2006）。

化学感受蛋白的生理功能主要包括：① 具有嗅觉及味觉功能，能够结合并转运疏水性配体，引发受体对化学物质的识别，诱导化学信号传导（Jacquin－Joly *et al.*，2001）；② 调节昆虫生长发育、蜕皮和羽化（Vogt *et al.*，2002；Wanner *et al.*，2005）；③ 对细菌和病毒的侵染具有相关免疫作用（Sabatier *et al.*，2003）；④ 调节昆虫体内生物钟（McDonald *et al.*，2001）；⑤ 现在普遍认为化学感受蛋白不参与昆虫感受二氧化碳；⑥ 蜚蠊（*Periplaneta americana*）CSPs 家族的一个亚类与足的再生有关（Kitabayashi *et al.*，1998）。

（3）嗅觉受体

20 世纪 80 年代前，对昆虫触角如何感知气味分子的分子机理知之甚少。随着生物化学以及分子生物学等先进研究手段的引入，特别是 1991 年 Buck 等分离出第一个哺乳动物嗅觉受体（olfactory receptors，Ors），以及 Troemel 等（1995）在线虫（*Caenorhabditis elegans*）体内克隆出 Or 后，大大加深了对昆虫化学通讯分子机理的认识。

Or 接受与 OBP 结合的气味分子的过程，实际上是嗅觉进程中的第一次信号中继（图 2.4）。对昆虫、线虫等无脊椎动物以及脊椎动物 Or 的研究结果均表明，Or 蛋白属于 G 蛋白偶联受体家族（G-protein-coupled receptor，GPCR）中的超家族成员。Or 与气味分子结合后，诱导生成次级信号并进行放大，引起神经元的去极化。早期研究认为 Or 的功能在昆虫与哺乳动物之间没有较大差异，但是近年来的研究结果表明昆虫的 Or 具有独特的功能，具有类似配体门控离子通道（ligand-gated ion channels，LGIC）的作用，昆虫可能部分或完全通过 LGIC 方式绕过激活 G 蛋白的信号扩大步骤而完成整个感受过程（Pellegrino *et al.*，2009）。

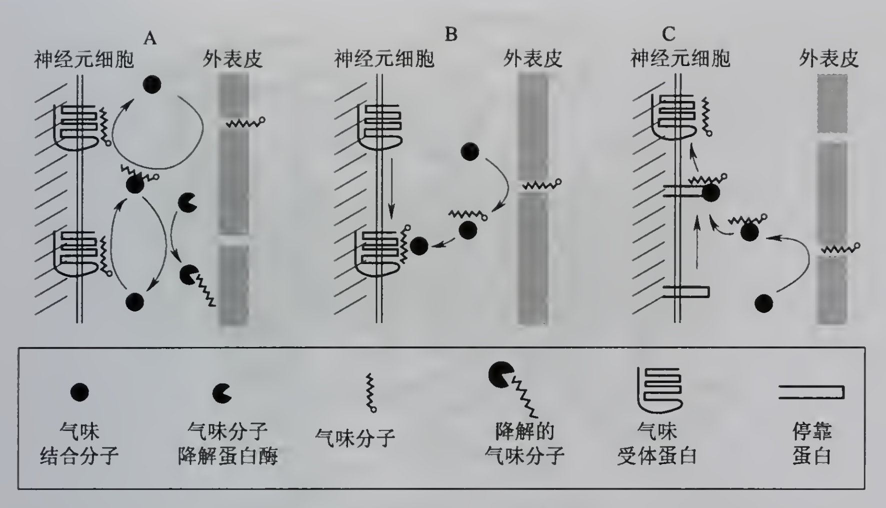


图 2.4 气味结合蛋白(OBP)向嗅觉受体蛋白(Or)输送气味分子(Vogt *et al.*, 1999)

昆虫嗅觉受体是位于嗅觉感受神经元树突上的膜蛋白,由一个基因家族所编码。20 世纪 90 年代,两个独立小组(Clyne 所在的小组和 Vosshall 的研究小组)都对果蝇的 Or 家族基因进行了研究,前者应用新开发的程序算法对果蝇基因组数据库进行检索,后者对果蝇嗅觉器官表达文库进行大规模的筛选,两个小组的研究结果都表明在果蝇基因组中有约 100 个 Or 的基因(包括部分非编码基因)(Clyne *et al.*, 1999; Vosshall *et al.*, 1999),且与脊椎动物或线虫嗅觉受体的基因序列同源性较低。之后,进一步对果蝇基因组数据库的分析结果表明,果蝇嗅觉受体基因家族由 60 个 Or 基因组成,通过不同的基因剪接方式编码 62 个气味受体蛋白,根据进化树可将该基因家族归为 5 个亚家族(图 2.5),其中 Or83 独成一类(Robertson *et al.*, 2003)。迄今,果蝇的 Or 蛋白是所有研究中最为透彻的。

目前,除了对果蝇的嗅觉受体蛋白进行了较深入的研究外,对鞘翅目、鳞翅目、双翅目、膜翅目以及同翅目等 12 目昆虫也进行了一些研究。但研究的目标昆虫尚集中在一些具有重要经济或医学意义的昆虫种类上,如家蚕 (Sakurai *et al.*, 2004; Krieger *et al.*, 2005; Nakagawa *et al.*, 2005; Wanner *et al.*, 2007)和烟芽夜蛾 (Krieger *et al.*, 2002; 2004)等。

昆虫 Or 蛋白与哺乳动物 Or 蛋白的二级结构非常相似(Buck *et al.*, 1991),均由 300 ~500 个氨基酸组成,N 端没有信号肽序列。昆虫 Or 具有 GPCR 蛋白的共同特性,包含 7 个跨膜的 α 螺旋结构区域(3 个胞内环、3 个胞外环和 1 个膜外的末端),其上富含高度疏水的氨基酸序列(图 2.6),能与 G 蛋白偶联(Gaillard *et al.*, 2004)。嗅觉神经元中 Or 未与气味分子结合时为“静止”构型,当气味小分子或肽类物质接近后,Or 的跨膜结构会发生位移从而变成“活性”构型(Gether *et al.*, 1998;Palczewski *et al.*, 2000)。

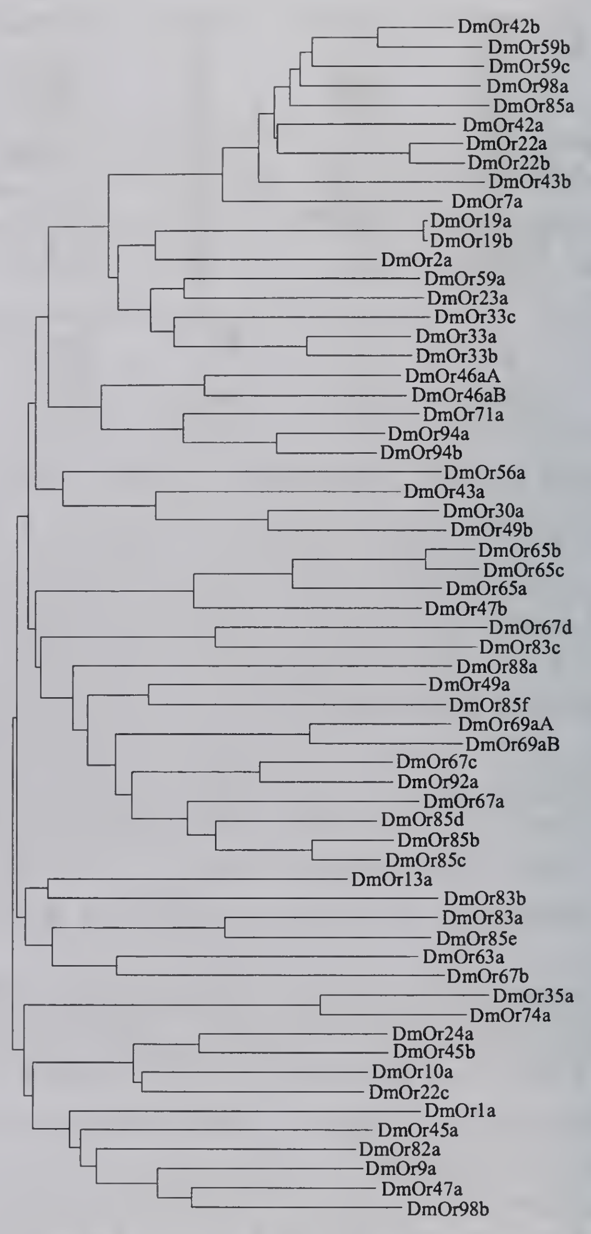


图 2.5　果蝇嗅觉受体(Or)家族基因进化树(Robertson *et al.*, 2003)

3. 分子图像

昆虫通过活化整个嗅觉神经系统中不同分布模式的各级神经元,实现对不同气味分子的质、量(浓度)以及释放间歇等信息的编码,即通过在各级神经元中形成不同的分子图像来识别气味分子的信息。

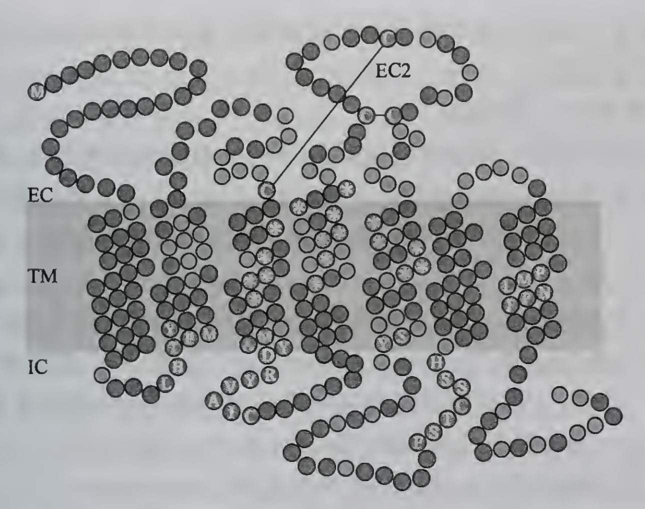


图 2.6　Ors 蛋白结构示意图

主要的保守位点由英文字母表示(A ~ Y);两个胞外二硫键以线条连接;* 表示易变异的氨基酸位点;
TM:跨膜结构域;EC2:第二胞外环;EC:胞外;IC:胞内

第一级分子图像由嗅觉感受细胞产生。由于嗅觉感受细胞具有不同的气味分子接受谱,因此不同的气味分子可激活昆虫触角不同部位的嗅觉感受细胞,这种被激活的嗅觉感受细胞的分布模式,就是气味分子的第一级分子图像,其特征由气味分子的特征部位决定(Hildebrand, 1996;Hildebrand *et al.*, 1997)。分子图像的这种特征说明尽管昆虫的嗅觉不像视觉和机械感觉一样是一个空间感觉通道,但一个气味分子在嗅觉通道中的反应却具有空间结构。

被活化的嗅觉感受细胞的轴突经重新组织后,又可激活具不同分布模式的神经纤维球,并且受气味分子的质、量以及释放间歇的影响(Christensen *et al.*, 1995; Hildebrand, 1995;Hildebrand *et al.*, 1997),这就是气味刺激源形成的第二级分子图像。

第三级分子图像在神经纤维球的输出神经元中产生(Hildebrand, 1995)。如前所述,神经纤维球之间存在着复杂的神经联络,输出神经元所包含的气味源信息是已经编码了的神经纤维球中的信息。已有的研究结果表明,神经纤维球的输出神经元亦存在一个气味分子识别区,由于在神经纤维球之间大多相互抑制,所以输出神经元的识别范围比嗅觉感受细胞的窄(Christensen *et al.*, 1995)。与此相对应,某一种气味分子亦能激活某一组输出神经元,从而在该神经元上形成分子图像。

通过在各级嗅觉神经元上形成的分子图像,昆虫可对气味分子的质、量(浓度)以及释放间歇等作出识别,并由此产生相应的行为反应。

三、味觉感觉机理

目前,对昆虫味觉感觉机理方面的研究尚不深入,远远落后于对昆虫嗅觉感觉

机理方面的研究。昆虫的味觉感受器与嗅觉感受器之间在分布、结构和信号传输等方面存在明显差异。

1. 味觉感知的一般过程

昆虫味觉行为的产生依赖于味觉刺激和机械刺激的共同作用,味觉感受器首先接触到物质表面,对机械感受信息进行编码,因此,在味觉感受器中往往是机械运动感受神经元和化学感受神经元同时存在,味觉感受神经细胞的激活也意味着机械感受信息的输入。

与嗅觉感受细胞一样,在味觉感受细胞的树突上亦存在很多受体位点,已有研究表明,果蝇的味觉受体(gustatory receptor, Gr)也属于 G 蛋白偶联受体家族(Clyne *et al.*, 2000)。味觉刺激物通过与受体位点的结合,亦能激发一个受体电位,并最终导致一个动作电位的释放(Bernays, 1994;Damann *et al.*, 2008; Benton, 2008)。味觉化合物首先与 G 蛋白偶联味觉受体(taste receptors, TR)蛋白相结合,TR 通过 G 蛋白 α 亚基 α-味蛋白激活磷脂酶 C(PLC)产生 1,4,5-肌醇三磷酸(IP_3),IP_3 受体在细胞内释放 Ca^{2+},Ca^{2+} 含量的上升打通 TRPM5 途径,致使细胞膜去极化,激活电压门控 Na^+ 通道并产生动作电位。细胞膜的去极化通过 pannexin 通道释放 ATP,ATP 又可激活邻近突触细胞的 P_2X (ionotropic purinergic)受体,导致细胞膜去极化,进而激活电压门控 Ca^{2+} 通道并促进 Ca^{2+} 相关复合胺囊胞的胞外分泌。传入感觉神经由于突触细胞内复合胺的释放或者味觉受体细胞中 ATP 的释放产生去极化,昆虫从而产生了味觉感知信号并向更高级神经中枢传递(图 2.7)(Damann *et al.*, 2008)。

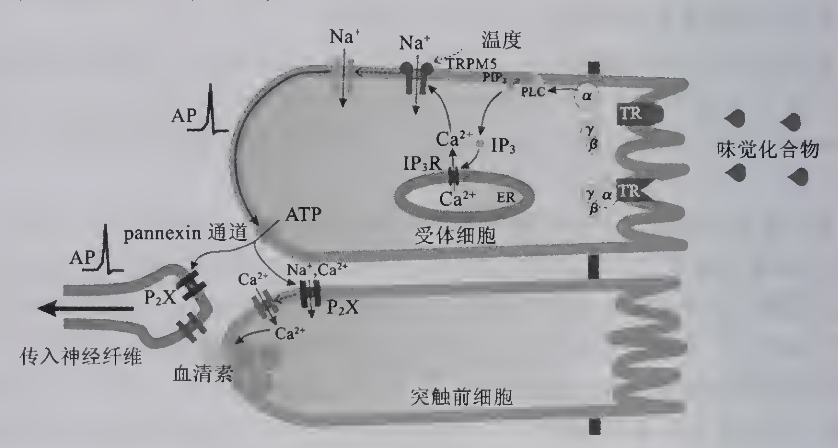


图 2.7 味觉受体动作电位产生模式图(Damann *et al.*, 2008)

味觉受体的电信号,可经轴突直接传至中枢神经系统进行信息整合,信息整合的结果,可导致昆虫取食与否的一个行为反应。与嗅觉系统不同的是,在昆虫的中枢神经系统中不存在一个聚合所有味觉输入的中心,如口器上味觉感受细胞的轴突是延伸到咽下神经节,而位于足上的味觉感受细胞轴突则终止于各自的胸神经节。应用荧光示踪技术在对烟芽夜蛾触角和喙上味觉感受神经元在中枢神经系统

中输出路径的研究中发现,其各自的轴突是从位于 SOG/后脑位置相近的两个不同区域的附属物中发射,且触角上味觉感受神经元轴突的发射位置在喙上味觉感受神经元轴突发射位置的侧后方(Jorgensen *et al.*, 2006)。

到目前为止,昆虫味觉感受机理不像嗅觉感受机理那样研究得深入,味觉信息传导的分子机理尚处在摸索阶段,我国在这方面的研究开展得较少,可以将之作为今后昆虫化学生态学研究的一个重要的研究方向。

2. Gr 基因的鉴定和基因组结构

在第一个嗅觉受体被鉴定之后, 2000 年 Clyne 等通过对果蝇基因组数据进行生物信息学分析成功地鉴定出了部分果蝇味觉受体基因家族成员,并且随着该技术的使用果蝇 Gr 基因家族成员数量已扩大到 68 个(Robertson *et al.*, 2003)。

和 Or 基因一样,Gr 基因在各条染色体上都有分布,也发现一些 Gr 基因集中分布在基因组的某一区域形成 Gr 基因簇,这些基因簇通常包含 2 到 6 个以上的 Gr 基因(Robertson *et al.*, 2003)。系统发育分析显示 Gr 基因家族是由 Or 基因家族演化而来的一个远古的化学感觉受体家族,这两个家族共同组成了昆虫化学感受受体基因的庞大家族(Robertson *et al.*, 2003)。目前,除在果蝇中已经鉴定出 68 个 Gr 外,在冈比亚按蚊中也取得了较大进展,已鉴定了 76 个 Gr,通过对果蝇和冈比亚按蚊 Gr 基因序列比较,证实了昆虫味觉受体都起源于同一远古的化学感受受体亚家族,同时也发现 Gr 基因出现了物种特异性膨胀(Hill *et al.*, 2002)。

3. 果蝇味觉受体的研究进展

果蝇可以辨别糖类、盐类及一些苦味化合物,然而其味觉辨别过程涉及的 Gr 本质和数量尚不明晰。已发现果蝇味觉受体基因数量在 70 个左右,但是大部分受体基因在 Celera 基因组自动注释库中(Automated Celera Genomics Annotation)要么没有注释,要么注释不详。目前,通过 RNAi、味觉感知突变体构建等分子生物学和遗传学方法已经鉴定出数个与特定味觉感知相关的果蝇味觉受体基因。

(1) 糖类感知味觉受体基因 *Gr5a*

通过生物信息学方法鉴定了数十个 Gr 基因,但是其在体内是否真正编码具有味觉受体功能的蛋白则尚待研究。目前,已在果蝇中鉴定出一个与海藻糖相关的味觉受体——*Gr5a* 受体。研究发现所有与海藻糖相关的果蝇缺失突变体都与 *Gr5a* 基因有关(Ueno *et al.*, 2001)。这些突变可急剧降低昆虫对海藻糖的反应,当 *Gr5a* 功能恢复后,果蝇对海藻糖的敏感性得以恢复,证明了 *Gr5a* 在昆虫味觉神经元对海藻糖反应中的作用。而通过对果蝇 Schneider2 细胞 *Gr5a* cDNA 的异源表达获得了 *Gr5a* 编码海藻糖受体的直接证据,表达 *Gr5a* 的细胞对具有吸引作用的味觉物质有反应(Tanimura *et al.*, 1988)。将 Gr 基因在基因组中的位置与味觉功能的相关基因进行比较,发现 X 染色体的 5A 位置与昆虫对海藻糖的行为反应有关,该位点对海藻糖表现出不同的敏感度。此外,研究还发现基因剂量的改变同样影响对糖的敏感性(Tanimura *et al.*, 1988)。

除与果蝇感知糖类有关的 *Gr5a* 基因被发现外,对 *Gr64a* 的功能研究表明

Gr64a 对蔗糖、葡萄糖和麦芽糖的行为反应是必要的，这 3 类糖所激活的动作电位依赖于神经细胞中 *Gr64a* 的表达（Jiao *et al.*，2007）。

（2）与信息素感知相关的基因 *Gr68a*

大量行为学研究结果表明，果蝇的接触化学感受反应在其求偶行为中起到了一定的作用（Greenspan *et al.*，2000）。Jallon（1984）认为一些 Gr 基因可能编码昆虫的激素识别受体，这些受体可对昆虫表皮产生的碳氢化合物产生应答反应。Bray 等（2003）发现 *Gr68a* 基因在昆虫雄性前肢味觉神经元中特异性表达，利用 RNAi 技术降低果蝇 *Gr68a* 基因在体内的表达水平，会导致昆虫求偶行为受阻，交配成功率下降，说明 *Gr68a* 在果蝇求偶过程中起到关键作用，是一类重要的信息素受体。

（3）参与咖啡因刺激感知的基因 *Gr93a*、*Gr66a*

利用咖啡因刺激果蝇 *Gr93a* 突变体，果蝇无法产生动作电位，但是对其他果蝇不喜欢的化合物或者糖类的刺激表现出正常反应，表明 Gr93a 可能是果蝇感知咖啡因刺激的味觉受体（Youngseok *et al.*，2009）。在 *Gr66a* 突变体中也观察到相似的现象，出现果蝇对咖啡因或茶碱变得不敏感（Youngseok *et al.*，2009）。在 *Gr93a* 和 *Gr66a* 突变体中进行 *Gr66a*、*Gr93a* 异位表达研究，发现异位神经元都不能产生对咖啡因刺激信号的应答，*Gr93a* 和 *Gr66a* 突变体的同类细胞显示出相同性状和功能，由此推断果蝇在感知咖啡因刺激时必须由 *Gr93a* 和 *Gr66a* 基因进行协同编码，才能对咖啡因刺激做出成功应答（Youngseok *et al.*，2009）。

此外，有报道指出果蝇可通过其一系列喙部的特定味觉神经元对碳酸水进行味觉感知，这依赖于果蝇的味觉受体 E409，这种味觉特征使果蝇能够轻易地获得由微生物分解产生的可加以利用的营养物质（Walter *et al.*，2007）。

四、结语

随着分子生物学、基因组学和生物信息学等学科的发展与渗透，昆虫化学感觉机理的研究在最近 20 年取得了重大进展。如在 2008 年，Sato 和 Wicher 两个研究小组同时发现果蝇 Or 与 Or83b 受体结合后，可以直接形成配体门控离子通道，这意味着气味信号能更快地传至昆虫大脑。说明昆虫在嗅觉信号激活、传导机制等方面，与哺乳动物存在很大差异。结合电生理及神经生物学方面的研究结果，目前已明确神经纤维球是嗅觉信息处理的基本功能单元，昆虫既利用空间编码原则，又利用时间编码原则来识别环境气味。与对昆虫嗅觉机理的认识相比，对昆虫味觉机理的认识要少得多，但也获得了重要进展。除在果蝇中鉴定出 68 个味觉受体蛋白外，在冈比亚按蚊中也鉴定了 76 个味觉受体基因。目前已经知道，果蝇 Gr5a 与感知糖类有关，而另一个味觉受体 Gr66a 与苦味的感知有关，将来有可能绘制特定 Gr 蛋白感知特定的味觉化学分子的精细图。此外，对味觉感受机理的研究发现与嗅觉感受相似，G 蛋白信号传导在味觉感受中也发挥重要的作用。这些研究结果对于深入揭示昆虫的化学感觉机理打下了良好基础。但也应看到，目前所取得的

研究进展大多是在周围神经系统,而对于中枢神经系统的化学感觉机理还了解得很少。因此,今后的研究应以中枢神经系统为重点,以真正揭示昆虫的化学感觉机理。

参考文献

杜永均, 严福顺, 唐觉. 1995. 大豆蚜触角嗅觉感受器结构及其功能. 昆虫学报, 38: 1-7.

雷宏, 邱宇彤, Christensen T. A. 2005. 昆虫嗅觉系统的结构与功能//刘同先, 康乐. 昆虫学研究进展与展望. 北京: 科学出版社, 132-169.

娄永根, 程家安. 2001. 昆虫的化学感觉机理. 生态学杂志, 20: 66-69.

赵新成, 王琛柱. 2006. 蛾类昆虫性信息素通讯系统的遗传与进化. 昆虫学报, 49: 323-332.

Altner H. 1977. Insect sensillum specificity and structure: an approach to new typology. *Olfaction Taste*, 6: 295-303.

Barnea G., O'Donnell S., Mancia F., Sun X., Nemes A., Mendelsohn M., Axel R. 2004. Odorant receptors on axon termini in the brain. *Science*, 304: 1 468

Benton R. 2008. Chemical sensing in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology*, 18: 357-363.

Bernays E. A., Chapman R. F. 1994. Host-Plant selection by phytophagous insect. New York, USA: Chapman & Hall,61-95.

Bray S., Amrein H. 2003. A putative *Drosophila* pheromone receptor expressed in male-specific taste neurons is required for effcient courtship. *Neuron*, 39: 1 019-1 029.

Breer H., Krieger J., Raming K. A. 1990. A novel class of binding proteins in the antennae of the silk moth *Antheraea pemyi*. *Insect Biochemistry*, 20: 735-740.

Buck L., Axel R. 1991. A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition. *Cell*, 65: 175-187.

Campanacci V., Lartigue A., Hallberg B. M., Jones T. A., Giudiei-Orticoni M. T., Tegoni M., Cambillau C. 2003. Moth chemosensory protein exhibits drastic conformational changes and cooperativity on ligand binding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 5 069-5 074.

Christensen T. A., Harrow I. D., Cuzzocrea C., Randolph P. W., Hildebrand J. G. 1995. Distinct projections of two populations of olfactory receptor axons in the antennal lobe of the sphinx moth *Manduca sexta*. *Chemical Senses*, 20: 313-323.

Clyne P. J., Warr C. G,, Carlson J. R. 2000. Candidate taste receptors in *Drosophila*. *Science*, 287: 1 830-1 834.

Clyne P. J., Warr C. G., Freeman M. R., Lessing D., Kim J. Y., Carlson J. R. 1999. A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: candidate odorant receptors in *Drosophila*. *Neuron*, 22: 327-338.

Couto A., Alenius M., Dickson B. J. 2005. Molecular, anatomical and functional organization of the *Drosophila* olfactory system. *Current Biology*, 15: 1 535-1 547.

Damann N., Voets T., Nilius B. 2008. TRPs in our senses. *Current Biology*, 18: R880-889.

Falk R., Bleiser-Avivi N., Atidia J. 1976. Labellar taste organs of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Morphology*, 150: 327-342.

Feinstein P. , Mombaerts P. 2004. A contextual model for axonal sorting into glomeruli in the mouse olfactory system. *Cell*, 117: 817-831.

Frazier J. L. 1992. How animal perceive secondary plant compounds. *Evolutionary and Ecological Processes*, 2: 89-134.

Gaillard I. , Rouquier S. , Giorgi D. 2004. Olfactory receptors. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 61: 456-469.

Gether U. , Kobilka B. K. 1998. G protein-coupled receptors. *Metabolism and Cancer*, 273: 17 979-17 982.

Greenspan R. J. , Ferveur J. F. 2000. Courtship in *Drosophila*. *Annual Review of Genetics*, 34: 205-232.

Heisenberg M. 2003. Mushroom body memoir: from maps to models. *Nature Reviews Neuroscience*, 4: 266-275.

Hildebrand J. G. 1995. Analysis of chemical signals by nervous systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92: 67-74.

Hildebrand J. G. 1996. Olfactory control of behavior in moths: central processing of odor information and the functional significance of olfactory glomeruli. *Journal of Comparative Physiology*, 178: 5-19.

Hildebrand J. G. , Shepherd G. 1997. Mechanisms of olfactory discrimination: converging evidence for common principles across phyla. *Annual Review of Neuroscience*, 20: 595-631.

Hill C. A. , Fox A. N. , Pitts R. J. , Kent L. B. , Tan P. L. 2002. G protein-coupled receptors in *Anopheles gambiae*. *Science*, 298: 176-178.

Homberg U. , Hildebrand J. G. 1989. Serotonin-immunoreactive neurons in the median protocerebrum and suboesophageal ganglion of the sphinx moth *Manduca sexta*. *Cell and Tissue Research*, 258: 1-24.

Jacquin-Joly E. , Merlin C. 2004. Insect olfactory resceptors: contributions of molecular biology to chemical ecology. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 2 359-2 397.

Jacquin-Joly E. , Vogt R. G. , Francois M. C. , Nagnan-Le M. P. 2001. Functional and expression pattern analysis of chemosensory proteins expressed in antennae and pheromonal gland of *Mamestra brassicae*. *Chemical Senses*, 26: 833-844.

Jallon J. M. 1984. A few chemical words exchanged by *Drosophila* during courtship and mating. *Behavioral Genetics*, 14: 441-478.

Jiao Y. , Moon S. J. , Montell C. 2007. A *Drosophila* gustatory receptor required for the responses to sucrose, glucose, and maltose, identified by mRNA tagging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 14 110-14 115.

Jorgensen K. , Kvello P. , Almaas T. J. , Mustaparta H. 2006. Two closely located areas in the suboesophageal ganglion and the tritocerebrum receive projections of gustory receptor neurons located on the antennae and the proboscis in the moth *Heliothis virescens*. *Journal of Comparative Neurology*, 496: 121-134.

Kaissling K. E. 1986. Chemo-electrical transduction in insect olfactory receptors. *Annual Review of Neuroscience*, 9: 121-141.

Kitabayashi A. N. , Arai T. , Kubo T. , Natori S. 1998. Molecular cloning of cDNA for p10, a novel

protein that increases in regenerating legs of *Periplaneta americana* (American cockroach). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 28: 785-790.

Korsching S. I. 2004. Olfactory receptors. *Encyclopedia of Biological Chemistry*, 3: 149-154.

Krieger J. , Grosse-Wilde E. , Gohl T. , Breer H. 2005. Candidate pheromone receptors of the silkmoth *Bombyx mori*. *European Journal of Neuroscience*, 21: 2 167-2 176.

Krieger J. , Grosse-Wilde E. , Gohl T. , Dewer Y. M. E. , Raming K. , Breer H. 2004. Genes encoding candidate pheromone receptors in a moth (*Heliothis virescens*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 11 845-11 850.

Krieger J. , Raming K. , Dewer Y. M. E. , Bette S. , Conzelmann S. , Breer H. 2002. A divergent gene family encoding candidate olfactory receptors of the moth *Heliothis virescens*. *European Journal of Neuroscience*, 16: 619-628.

Krieger J. E. , von Nickisch-Rosenegk M. , Mameli P. P. , Breer H. 1996. Binding proteins from the antennae of *Bombyx mori*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 26: 297-307.

Kvello P. , Almaas T. J. , Mustaparta H. 2006. A confined taste area in a Lepidopteran brain. *Arthropod Structure & Development*, 35: 35-45.

Lartigue A. , Campanacci V. , Roussel A. , Larsson A. M. , Jones T. A. , Teguni M. , Cambillau C. 2002. X-ray structure and ligand binding study of a moth chemosensory protein. *Journal of Chemical Ecology*, 277: 32 094-32 098.

Lee Y. , Moon S. J. , Montell C. 2009. Multiple gustatory receptors required for the caffeine response in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 4 495-4 500.

Li S. , Picimbon J. F. , Ji S. D. , Kan Y. C. , Qiao C. L. , Zhou J. J. , Pelosi P. 2008. Multiple functions of an odorant-binding protein in the mosquito *Aedes aegypti*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 372: 464-468.

Liscia A. , Masala C. , Crnjar R. , Sollai G. , Solari P. 2004. Saccharin stimulates the deterrent cell in the blowfly: behaveioral and electrophysiological evidence. *Physiology & Behavior*, 80: 637-646.

Liu L. , Leonard A. S. , Motto D. G. , Feller M. A. , Price M. P. , Johnson W. A. , Welsh M. J. 2003. Contribution of *Drosophila* DEG/ENaC genes to salt taste. *Neuron*, 39: 133-146.

McDonald M. J. , Rosbash M. 2001. Microarray analysis and organization of circadian gene expression in *Drosophila*. *Cell*, 107: 567-578.

McKenna M. P. , Hekmat-Scafe D. S. , Gaines P. , Carlson J. R. 1994. Putative *Drosophila* pheromone-binding proteins expressed in a subregion of the olfactory system. *Journal of Biology Chemistry*, 269: 16 340-16 347.

Meunier N. , Marion-Poll F. , Rospars J. P. , Tanimura T. 2003. Peripheral coding of bitter taste in *Drosophila*. *Journal of Neurobiology*, 56: 139-152.

Murata Y. , Ozaki M. , Nakamura T. 2006. Primary culture of gustatory receptor neurons from the Blowfly, *Phormia regina*. *Chemical Senses*, 31: 497-504.

Nakagawa T. , Sakurai T. , Nishioka T. , Touhara K. 2005. Insect sex-pheromone signals mediated by specific combinations of olfactory receptors. *Science*, 307: 1 638-1 642.

Palczewski K. , Kumasaka T. , Hori T. , Behnke C. A. , Motoshima H. , Fox B. A. , Le Trong I. , Teller D. C. , Okada T. , Stenkamp R. E. , Yamamoto M. , Miyano M. 2000. Crystal structure of

rhodopsin: A G-protein coupled receptor. *Science*, 289: 739-745.

Pellegrino M., Nakagawa T. 2009. Smelling the difference: controversial ideas in insect olfaction. *Journal of Experimental Biology*, 212: 1 973-1 979.

Pelosi P., Maida R. 1995. Odorant-binding proteins in insects. *Comparative biochemistry and physiology B—Biochemistry & Molecular Biology*, 111: 503-514.

Pikielny C. W., Hasan G., Rouyer F., Rosbash M. 1994. Members of a family of *Drosophila* putative odorant-binding proteins are expressed in different subsets of olfactory hairs. *Neuron*, 12: 35-49.

Robertson H. M., Warr C. G., Carlson J. R. 2003. Molecular evolution of the insect chemoreceptor gene superfamily in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 14 537-14 542.

Rospars J. P., Lansky P., Krivan V. 2003. Extracellular transduction events under pulsed stimulation in moth olfactory sensilla. *Chemical Senses*, 28: 509-522.

Röstelien T., Stranden M., Borg-Karlson A. K., Mustaparta H. 2005. Olfactory receptor neurons in two heliothine moth species responding selectively to aliphatic green leaf volatiles, aromatic compounds, monoterpenes and sesquiterpenes of plant origin. *Chemical Senses*, 30: 443-461.

Ruebenbauer A. 2006. Olfactory coding-from molecule to the brain. Lund University. Department of Ecology. Chemical Ecology and Ecotoxicology. *Pheromone Group Introductory Paper*, 181: 1-41.

Sabatier L., Jouanguy E., Dosten C., Zachary D., Dimarcq J. L., Bulet P., Imler J. L. 2003. Pherokine-2 and-3. *European Journal of Biochemistry*, 270: 3 398-3 407.

Sakurai T., Nakagawa T., Mitsuno H., Mori H., Endo Y., Tanoue S., Yasukochi Y., Touhara K., Nishioka T. 2004. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkmoth *Bombyx mori*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 16 653-16 658.

Sato K., Pellegrino M., Nakagawa T., Nakagawa T., Vosshall L. B., Touhara K. 2008. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature*, 452: 1 002-U9.

Smith D. P. 2007. Odor and pheromone detection in *Drosophila melanogaster*. *Pflügers Archiv*, 454: 749-758.

Steinbrecht R. A. 1996. Are odorant-binding proteins involved in odorant discrimination? *Chemical Senses*, 21: 719-727.

Stocker R. F. 1994. The organization of the chemosensory system in *Drosophila melanogaster*: a review. *Cell Tissue Research*, 275: 3-26.

Tanimura T., Isono K., Yamamoto M. 1988. Taste sensitivity to trehalose and its alteration by gene dosage in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 119: 399-406.

Tomaselli S., Crescenzi O., Sanfelice D., Ab E., Wechselberger R., Angeli S., Boelens R., Tancredi T., Pelosi P., Picone D. 2006. Solution structure of a chemosensory protein from the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Biochemistry*, 45: 10 606-10 613.

Troemel E. R., Chou J. H., Dwyer N. D., Colbert H. A., Bargmann C. I. 1995. Divergent seven transmembrane receptors are candidate chemosensory receptors in *Caenorhabditis elegans*. *Cell*, 83: 207-218.

Ueno K., Ohta M., Morita H., Mikuni Y., Nakajima S., Yamamoto K., Isono K. 2001. Trehalose

sensitivity in *Drosophila* correlates with mutations in and expression of the gustatory receptor gene *Gr5a*. *Current Biology*, 11: 1 451-1 455.

Visser J. H. 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 121-144.

Vogt R. G., Riddiford L. M. 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 293: 161-163.

Vogt R. G., Callahan F. E., Rogers M. E., Dickens J. C. 1999. Odorant binding protein diversity and distribution among the insect orders, as indicated by LAP, an OBP-related protein of the true bug *Lygus lineolaris* (Hemiptera, Heteroptera). *Chemical Senses*, 24: 481-495.

Vogt R. G., Rogers M. E., Franco M. D., Sun M. 2002. A comparative study of odorant binding protein genes: Differential expression of the PBP1-GOBP2 gene cluster in *Manduca sexta* (Lepidoptera) and the organization of OBP genes in *Drosophila melanogaster* (Diptera). *Journal of Experimental Biology*, 205: 719-744.

Vogt R. G., Prestwich G. D., Lerner M. R. 1991. Odorant-binding-protein subfamilies associate with distinct classes of olfactory receptor neurons in insects. *Journal of Neurobiology*, 22: 74-84.

Vosshall L. B., Amrein H., Morozov P. S., Rzhetsky A., Axel R. 1999. A spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna. *Cell*, 96: 725-736.

Walter F., Priscilla K. 2007. The detection of carbonation by the *Drosophila* gustatory system. *Nature*, 448: 1 054-1 057.

Wanner K. W., Anderson A. R., Trowell S. C., Theilmann D. A., Robertson H. M., Newcomb R. D. 2007. Female-biased expression of odorant receptor genes in the adult antennae of the silkworm *Bombyx mori*. *Insect Molecular Biology*, 16: 107-119.

Wanner K. W., Isman M. B., Feng Q., Plettnerand E., Theilmann D. A. 2005. Developmental expression patterns of four chemosensory protein genes from the Eastern spruce budworm, *Chroistoneura fumiferana*. *Insect Molecular Biology*, 14: 289-300.

Yao C. A., Ignell R., Carlson J. R. 2005. Chemosensory coding by neurons in the coeloconic sensilla of the *Drosophila* antenna. *Journal of Neuroscience*, 25: 8 359-8 367.

Youngseok L., Seok J. M., Craig M. 2009. Multiple gustatory receptors required for the caffeine response in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 4 495-4 500.

Zacharuk R. Y. 1980. Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Annual Review of Entomology*, 25: 27-47.



天敌昆虫的化学信息识别及行为调控

张永军[①] 陆宴辉[①]

摘　要

在长期的协同进化过程中，寄主植物－害虫－天敌昆虫三营养级之间形成了特有的化学信息通讯机制。来自寄主植物与害虫的信息化合物是天敌昆虫进行寄主选择与定位的主要线索，研究明确这类信息化合物的作用模式并应用于天敌昆虫的行为调控，将有助于提高天敌昆虫的自然控害作用，是当今害虫生物防治新技术创建中的攻关重点。本章全面地叙述了寄主植物－害虫－天敌昆虫三营养级间化学通讯信息化合物的主要种类与特性、植物信息化合物产生的诱导因素及分子调控机理，阐释了天敌昆虫对不同信息化合物的选择行为与学习行为特征，初步解析了天敌昆虫对信息化合物的嗅觉识别分子机制，总结了天敌昆虫的主要行为调控措施并分析了各项措施在害虫生物防治实践中的利用途径和前景，旨在促进我国天敌昆虫化学信息识别、行为调控研究与利用方面的发展。

① 中国农业科学院植物保护研究所植物病虫害生物学国家重点实验室，北京 100193，E-mail：yjzhang@ippcaas.cn（张永军）

前言

自20世纪80年代起,寄主植物-害虫-天敌昆虫之间的三营养级关系开始受到研究人员的普遍关注(Price *et al.*,1980)。三营养级之间除了以营养为基础建立的食物网外,还存在着以不同生物释放的信息化合物为基础构建的信息网,这是自然界长期协同进化的产物。总体上来说,寄主植物为抵抗植食性昆虫的攻击,常常采取通过释放信息物质调节自身和天敌昆虫的对策(常称为直接防御与间接防御反应)。植食性昆虫则一方面积极地探测资源(寄主植物),另一方面又设法降低或逃避天敌对虫害诱导挥发物的探测。天敌的对策与植食性昆虫相似,即一方面积极地利用寄主(或猎物)本身和寄主植物所提供的信息探测寄主(或猎物),另一方面又设法有效地逃避自身的天敌。信息网通过调节生物种内和种间的行为,在维持和构建整个生态系统的结构中发挥着重要作用。研究三营养级之间的化学通讯方式,特别是天敌昆虫的化学信息识别与行为选择,不仅有助于在理论上探讨三营养级协同进化机制(王琛柱等,2007),而且将促进在实践中通过行为调控途径增强天敌昆虫的控害作用(娄永根等,2005;Agrawal,2000;Khan *et al.*,2008)。本章对寄主植物-害虫-天敌昆虫三营养级间化学通讯信息化合物的种类与特性、天敌昆虫对信息化合物的选择与识别以及天敌昆虫的行为调控措施进行全面阐述。

一、化学通讯信息化合物

1. 基本特性

三营养级中的化学通讯信息化合物主要来源于寄主植物与植食性昆虫两个方面。寄主植物的挥发性物质是由一些相对分子质量在100~200的有机化学物质如烃类、醇类、酮类、有机酸、含氮化合物以及有机硫等组成的混合物。一般分类为:① 萜类化合物,大多是单萜、倍半萜及其衍生物。萜类化合物是植食性昆虫诱导的植物挥发物(herbivore-induced plant volatiles,HIPVs)中的一个主要组分。② 绿叶性气味,指植物挥发物中6个碳原子的醛、醇及其酯类。它们是由植物体内的脂肪酸、亚油酸和α-亚麻酸经脂氧合酶、过氧化物裂解酶等一系列酶促反应而形成的。③ 含氮化合物,主要是腈类和肟类。尽管这些化合物在HIPVs中所占比例并不高,甚至在一些植物中并不存在,但由于这些挥发物在健康的植物中几乎检测不到,因此这些物质亦应作为HIPVs中的一个组分。④ 其他化学物质,包括除绿叶性气味以外的醛、醇、酮、酯及一些呋喃衍生物。如醇类、醛类、不饱和脂肪酸衍生物以及单萜按一定比例混合而成的气味(Visser,1986)。一般而言,健康植株的挥发物代谢维持在一个基线水平,这些挥发物贮存在特化的腺体或香毛簇中。机械损伤或昆虫取食导致植物释放的挥发物发生质和量的变化,会诱导植物主动合成并释放一些新的挥发物组分,其中主要是萜类化合物,包括单萜、倍半萜,以及芳香族化合物、含氮化合物和绿叶挥发物(彭金英等,2005;Paré *et al.*,1999)。各

种植物的挥发物都具有种属特异性，其中一些组分具有高度特异性，在其他无亲缘关系的植物中不存在；而大部分组分在各种植物中广泛分布，其特异性通过各组分的特定比例来达到（Visser，1986；Lecomte *et al.*，1998）。已有的研究发现专食性的天敌昆虫倾向于利用特异的挥发物组分探测寄主（或猎物），而广食性的天敌昆虫则倾向于利用一般的挥发物组分来寻找寄主（或猎物）（Steidle *et al.*，2003）。

植食性昆虫挥发性物质存在于昆虫的不同部位或不同发育时期，主要来源于成虫的鳞片、卵或排泄物、性信息素以及各种腺体的分泌物（王振营等，1996；陶淑霞等，2000；王贵强等，2002；邹卫辉等，2002；Nordlund *et al.*，1987；Vet *et al.*，1992；Paré *et al.*，1999；Boo *et al.*，2000；Reddy *et al.*，2002）。一般来说，当天敌昆虫进入寄主（或猎物）栖境后，根据某种挥发物快速准确地搜索到寄主（或猎物）。这类来自植食性昆虫自身及其附属物的信息化合物虽然挥发性较弱，不易被天敌昆虫探测到，但其所提供的信息暗示寄主（或猎物）存在的可信性强、准确性高，在天敌昆虫的寄主（或猎物）定位中起着重要作用。天敌昆虫在搜寻寄主（或猎物）的过程中往往会将来自植物和植食性昆虫的信息挥发物结合起来进行综合判别。

2. 诱导因子

研究表明，多种因子都能够诱导植物产生挥发性物质，其中机械损伤、昆虫取食以及施加外源化学信号物质是主要因子。植食性昆虫的为害能使被害植株释放大量的 HIPVs，而人工损伤诱导产生的 HIPVs 通常较少。棉铃虫取食为害处理及水杨酸诱导处理的棉花挥发物种类和含量均比对照棉花多，而且对中红侧沟茧蜂（*Microplitis mediator*）有显著的引诱作用，而人工机械损伤处理的棉花与对照棉花挥发物种类和含量差异不显著（于惠林等，2006）。昆虫取食不仅对植物组织产生机械伤害，而且将体内的化学诱导物释放到植物的受害部位，这对 HIPVs 的产生起着关键的作用。目前已知存在于昆虫口腔分泌物中的脂肪酸和氨基酸的结合物、水解酶、昆虫消化管内的微生物等对 HIPVs 的产生都有诱导作用（Turlings *et al.*，1993；Mattiacci，1995；Engelberth *et al.*，2001；Bruxelles *et al.*，2001；Hilker *et al.*，2002；Spiteller *et al.*，2003）。植物上的人工伤口用植食性昆虫的口腔液或反胃液处理后，同样也能产生 HIPVs。例如，甜菜夜蛾、美洲棉铃虫、粉纹夜蛾、大豆夜蛾、蝗虫的口腔分泌物使受人工损伤的玉米植株释放大量的萜类物质（McCall *et al.*，1993）。然而，健康植株用植食性昆虫的口腔液或反胃液处理后，均不产生 HIPVs。

植食性昆虫取食诱导产生的 HIPVs 以萜类、吲哚等最为常见（Price，1986；Vet *et al.*，1992），这些物质不仅对天敌昆虫具有较强的吸引作用，而且能在损伤形成后持续相当长的时间；而单纯的机械损伤诱导植物释放的挥发物则以已醛、已醇之类的脂肪酸衍生物为主，虽然也能引诱天敌昆虫，但这种引诱作用在损伤形成后不久就会消退（Steinberg *et al.*，1993）。之前的一些研究表明单独的机械损伤诱导释放的植物挥发物并不能吸引天敌昆虫（Geervliet *et al.*，1994；Vernède *et al.*，1994；van Poeke *et al.*，2001），然而，近年来研究发现持续性的机械损伤能够造成植物体

内与伤害有关的防御物质的不断积累(如活性氧、氧化脂等),这些物质的积累达到一定的阈值后就会启动植物完整的防御信号传导过程,最终释放出和昆虫取食为害非常相似的挥发物,对天敌昆虫产生强烈的吸引作用(Mithöfer *et al.*,2005;Röse *et al.*,2005)。Connor 等(2007)观察菜蝶绒茧蜂(*Cotesia glomerata*)对经过大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)为害、持续机械损伤、单一机械损伤处理过的抱子甘蓝(*Brassica oleracea* var. *gemmifera*)叶片趋性行为反应,结果表明菜蝶绒茧蜂对害虫取食为害和持续机械损伤所释放的挥发物具有很强的趋性。这说明过去采用单一的机械伤害来模拟昆虫取食情况的实验方法存在缺陷,明显低估了昆虫取食过程中机械伤害对植物防御反应所产生的诱导作用(高海波等,2006)。此外,近年的研究发现,不仅昆虫的取食为害能够诱导 HIPVs,植食性昆虫产卵的沉积物也能够诱导产生 HIPVs,从而吸引天敌昆虫(Colazza *et al.*,2004;Hilker *et al.*,2002)。

迄今为止,已发现了几类 HIPVs 的诱导物质。研究发现,大菜粉蝶幼虫口腔分泌物中含有 β-葡糖苷酶,这种酶诱导释放出的挥发性物质与口腔分泌物诱导出的物质对菜蝶绒茧蜂的作用相似。虽然甘蓝类植物自身含有 β-葡糖苷酶,但其含量比大菜粉蝶幼虫口腔分泌物中少得多,不具有诱导活性(Mattiacci *et al.*,1995)。杜孟浩等(2005)发现褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)唾液中的 β-葡糖苷酶能够诱导水稻释放挥发性物质。因此,β-葡糖苷酶可能是诱发植物释放互利素的一种主要诱导物质。在甜菜夜蛾唾液中发现的诱导因子却是一种脂肪酸和氨基酸形成的酰胺类物质,*N*-(17-羟基亚麻酰基)-L-谷氨酰胺,取名为诱导素(volicitin)(Alborn *et al.*,1997;Turlings *et al.*,2000)。它是脂肪酸和氨基酸的结合物,其中脂肪酸部分来源于植物,而谷氨酰胺部分来源于甜菜夜蛾,两者可能在甜菜夜蛾的中肠中形成诱导素。将诱导素涂抹在玉米的机械损伤伤口后,玉米能够释放与遭受昆虫取食后相似的 HIPVs(Alborn *et al.*,1997)。Truitt 等(2004)研究发现,诱导素可以与玉米浆膜蛋白结合,激发植物挥发性化合物的释放,而茉莉酸诱导和昆虫为害可以提高诱导素和植物浆膜蛋白的结合能力。诱导素及其类似物已在多种鳞翅目昆虫唾液中被发现(Pohnert *et al.*,1999;Halitschke *et al.*,2001;Mori *et al.*,2001;Mori *et al.*,2003;Alborn *et al.*,2003)。诱导素可以诱导植物释放与虫害诱导相似的挥发性物质,但其释放量与昆虫直接为害有显著差异,说明昆虫口腔分泌物中除诱导素外还有其他重要的激发子。研究证实,其他一些水解酶类等物质也有类似功能(Mattiacci *et al.*,1995;Eichenseer *et al.*,1999;Bostock,2005)。Spiteller 等(2000)则认为来自于昆虫的肠道微生物可能参与植物挥发物诱导物的合成。

3. 分子调控

近年来,昆虫学家对寄主植物萜烯类信息化合物的代谢调控进行了大量研究,发现萜烯合成酶(TPS)是萜类生物合成中的关键酶。Schnee 等(2006)在棉贪夜蛾(*Spodoptera littoralis*)-玉米-缘腹绒茧蜂(*Cotesia marginiventris*)三级系统研究中,成功分离到一个萜烯合酶基因 *tps10*,它可以控制释放 9 种吸引天敌的挥发物,包括(*E*)-β-法尼烯、(*E*)-α-香柑油烯等,把该基因转入大肠杆菌和拟南芥中

后均能正常表达，且经转化的拟南芥植株对天敌具有强烈的吸引作用。Ro 等(2006)从火炬松(*Pinus taeda*)中成功克隆获得 abietadiene/levopimaradiene synthase(PtTPS - LAS)，发现它能调控 geranylgeranyl diphosphate(GGPP)形成海松二烯、松香二烯等。这些分子机理上取得的重要成果，增强了大家开辟新防御思路的信心。Picaud 等(2005)从黄花蒿(*Artemisia annua*)中分离到一个(E) - β - 法尼烯合成酶，可读框 1 746 bp，编码 574 个氨基酸，大肠杆菌原核表达此酶的产物可催化法尼基焦磷酸(farnesyl diphosphate, FPP)形成单一产物 β - 法尼烯。另外，植食性昆虫对植物的为害胁迫能够极大地诱导植物的应对防御调控。Arimura 等(2000)发现棉红蜘蛛(*Tetranicn urticae*)的为害提高了利马豆(*Phaseolus lunatus*)97 个基因的表达量，而棉红蜘蛛诱导利马豆释放的挥发性物质提高了利马豆 227 个基因的表达量。Reymond 等(2000)研究了机械损伤、水分胁迫和菜粉蝶幼虫(*Pieris rapae*)取食后拟南芥中 150 种基因表达的时空动态和调控，发现有一种基因的表达只受昆虫取食诱导。Hermsmeier 等(2001)用 mRNA 差异显示法解析了烟草在烟草天蛾攻击下的转录特征，获得了差异显示的 27 个 cDNA，分析后发现，害虫胁迫负向调控参与光合作用的转录产物，而正向调控将碳氮转变为防御物质的防御性转录产物。将 mRNA 差异显示的反转录 PCR 和消减杂交结合进一步研究受烟草天蛾攻击下的烟草防御反应，克隆获得了 112 个转录产物(Hui *et al.*, 2003)。Zhu - Salzman 等(2004)研究了蚜虫(*Schizaphis graminum*)攻击对高粱(*Sorghum bicolor*)mRNA 积累的改变，用 cDNA 差异性减去法获得 672 个 cDNA，并从中确定出对蚜虫取食、茉莉酸甲酯或水杨酸施用有反应的 82 个转录产物。对损伤后的植物基因表达的研究表明，与防御相关的基因的表达增强，而与生长发育相关的基因受到负向调控。由此可见，植物在害虫为害后大量的基因表达被改变，其中部分基因的诱导表达起到抗虫作用。通过基因调控或转基因技术手段，明确虫害诱导植物释放挥发物的基因调控机制，将有助于多种措施在害虫的生态调控中的协调利用。

Ryan(2000)将植物受损伤后新合成蛋白的编码基因分为 3 类：抗营养蛋白或防御基因、信号途径基因和蛋白酶基因。Gatehouse(2002)进一步将受到正向调控的基因分为 3 类：防御基因包括防御蛋白如蛋白酶抑制剂基因和次生物质合成酶基因，信号途径基因包括那些与作为信号的挥发性物质合成相关的基因，改变代谢路径而合成防御物质的基因如参与蛋白转变的蛋白酶。根据在植物防御害虫中的作用将诱导表达的基因分为 3 类：基因产物蛋白直接对昆虫有毒害作用的防御蛋白基因，如蛋白酶抑制剂基因；基因蛋白本身对昆虫没有直接的毒害作用，但基因蛋白的直接或间接产物对昆虫有直接或间接防御作用，包括次生物质合成酶基因和其代谢途径基因；基因的直接或间接产物起到防御信号的传播和扩大作用的信号途径基因，如作为信号的挥发性物质合成相关的基因。由于有些信号基因的产物除了起信号传播作用外还直接对昆虫有防御功能，这时信号途径基因和防御物质合成基因并不能截然分开。防御物质合成基因包括萜烯合成酶(terpene syn-

thase,TPS)类基因。TPS 包括单萜合成酶(mono - TPS)、倍半萜合成酶(sesqui - TPS)和双萜合成酶(di - TPS)。机械损伤(Steele *et al.*,1998;Byun - McKay *et al.*,2003)、茉莉酸甲酯(Fäldt *et al.*,2003;Miller *et al.*,2005)或害虫攻击(Byun - McKay *et al.*,2003;Miller *et al.*,2005;Byun - McKay *et al.*,2006)都正向调控植物中萜烯合成酶类基因的表达。

二、天敌昆虫的选择行为

1. 对寄主植物挥发物

植物在遭受植食性昆虫的攻击时释放的挥发物对天敌具有寄主定位的作用。依靠这种植物源的化学信号,天敌能够在广大而复杂的生境中找到隐藏的、高度分散的寄主,从而实现间接防御作用(Souissi *et al.*,1998;Venzon *et al.*,1999;Krips *et al.*,2001;Neveu *et al.*,2002;Lou *et al.*,2003;Tinzaara *et al.*,2005;Manrique *et al.*,2005;Girling *et al.*,2006)。豆类植物在温室粉虱(*Trialeurodes vaporariorum*)为害后释放 20 多种挥发性物质,3 - 己烯醇是长距离吸引天敌温室粉虱恩蚜小蜂(*Encarsia formosa*)的一种重要化合物,而二甲基壬三烯在短距离吸引中起重要作用,3 - 辛酮则起到协同作用(Birkett *et al.*,2003)。McCall 等(1993)报道美洲棉铃虫为害的棉苗和牛豆对侧沟茧蜂(*Microplitis croceipes*)比美洲棉铃虫排泄物有更强的吸引作用。于慧林等(2006)发现中红侧沟茧蜂对棉铃虫为害的棉花植株有着明显的趋性。这些实例有力地证明了寄主植物挥发物在天敌昆虫寄主定位中起重要的作用。寄主植物挥发物可能是单种物质在起作用或者是多种物质共同吸引天敌,但多种物质的吸引作用一般较强(Wei *et al.*,2006)。例如,稻绿蝽(*Nezara viridula*)为害的蚕豆吸引稻绿蝽的卵寄生蜂(*Trissolcus basalis*)是因为(*E*) - 石竹烯在起作用(Colazza *et al.*,2004)。捕食性蝽 *Perillus bioculatus* 对马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)为害的马铃薯有着明显的趋性,这是因为两个倍半萜烯 α - 姜烯和双环大牻牛儿烯的共同作用(Weissbecker *et al.*,2000)。Ishiwari 等(2007)报道捕食螨(*Neoseiulus womersleyi*)被神泽氏叶螨(*Tetranychus kanzawai*)为害的茶树叶片吸引,是因为(*E*) - β - 罗勒烯、(*E*) - 4,8 - 二甲基 - 1,3,7 - 壬三烯和(*E*,*E*) - α - 法尼烯三种物质的共同作用,而单种物质不会吸引。

天敌可以利用植物挥发物的不同来区分自己的寄主和非寄主,以及寄主的适宜寄主植物或非适宜寄主植物。在 Y 形管测试中桃蚜为害比小菜蛾为害的甘蓝更吸引菜蚜茧蜂(*Diaeretiella rapae*),因为桃蚜为害诱导和小菜蛾取食诱导甘蓝挥发物的释放不相同(Agbogba *et al.*,2007)。捕食性螨——智利小植绥螨(*Phytoseiulus persimilis*)可以区分是寄主二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)还是非寄主甜菜夜蛾为害的利马豆,这种特异识别机制在于二斑叶螨为害的利马豆与甜菜夜蛾为害的利马豆相比较会释放大量的水杨酸甲酯和(3*E*,7*E*) - 4,8,12 - 三甲基 - 1,3,7,11 - 十三碳四烯(De Boer *et al.*,2004)。Dong 等(2000)测定中红侧沟茧蜂对寄主昆虫棉铃虫最适宜的寄主植物——棉花提取物的反应最强,对较不适宜的寄主植

物——烟草或番茄提取物的反应居中，对最不适宜的寄主植物——辣椒的反应最弱，表明中红侧沟茧蜂能够通过化学信息物质辨别寄主的适宜寄主植物与非适宜寄主植物。虽然非寄主昆虫同样诱导植物挥发性物质的释放，但是这种挥发物图谱的改变不能掩盖天敌对寄主诱导的植物释放的化学信号的反应。

寄生性天敌还可以通过寄主昆虫取食诱导的植物挥发物区分寄主的不同龄期。卡氏绒茧蜂（*Cotesia kariyai*）能通过低龄和高龄幼虫为害植物释放的挥发物识别黏虫（*Pseudaletia separata*）的低龄幼虫（1～4 龄）和高龄幼虫（5～6 龄）（Takabayashi *et al.*，1995）。寄生性天敌还利用诱导的植物挥发性物质区分寄主是否含有竞争的对象，寻找没有被寄生的寄主，避免寄生蜂之间的竞争。用被寄生蜂寄生的菜粉蝶（*Pieris rapae*）和欧洲粉蝶（*Pieris brassicae*）幼虫与没有被寄生蜂寄生的菜粉蝶和欧洲粉蝶幼虫的反吐液处理抱子甘蓝后，粉蝶盘绒茧蜂（*Cotesia rubecula*）趋向没有被寄生的菜粉蝶和欧洲粉蝶幼虫的反吐液处理的抱子甘蓝。利用气－质联用系统分析甘蓝的挥发性物质发现，与没有被寄生的菜粉蝶和欧洲粉蝶幼虫的反吐液处理相比较，被寄生蜂寄生的菜粉蝶和欧洲粉蝶幼虫的反吐液处理的甘蓝释放的挥发物量很低（Fatouros *et al.*，2005）。

2. 对植食性昆虫挥发物

昆虫信息化合物常被天敌昆虫用作寄主（或猎物）选择的信号物质，但主要用于进入寄主（或猎物）生境后的近距离搜索。与植物挥发物不同的是，这类物质的来源非常丰富，不同的天敌昆虫利用不同的信息物质进行寄主（或猎物）搜索和定位，这可能与天敌昆虫的寄主（或猎物）范围、食性以及利他素的分布等存在密切联系。如矢尖盾蚧（*Unaspis yanonensis*）介壳上的蜡质对矢尖蚧黄蚜小蜂（*Aphytis yanonensis*）发现寄主和产卵行为具有引诱作用（Tamaki，1997）。Powell 等（1998）发现无网长管蚜茧蜂（*Aphidius ervi*）强烈地攻击完整的或压碎的豌豆蚜（*Acyrthosiphon pisum*）蜕皮，而不进攻封闭于毛细管中的豌豆蚜蜕皮，从而认为蜕皮中含有引诱该蜂的利他素。韩宝瑜（2001）发现茶蚜（*Toxoptera aurantii*）体壁有较多的烷烃组分，对天敌昆虫有明显吸引作用，是天敌搜索茶蚜的一种近距离嗅觉线索或接触性化学信息物质。美洲棉铃虫或印度谷螟成虫产卵留下的鳞片，可提高广赤眼蜂（*Trichogramma evanens*）和旋花天蛾赤眼蜂（*Trichogramma achaeae*）的寄生率，说明成虫鳞片中含有利他素（Lewis *et al.*，1971；1988）。棉红铃虫（*Pectinophora gossypiella*）成虫鳞片提取液则可提高螟黄赤眼蜂（*Trichogramma chilonis*）的寄生率（王锦举等，1990）。稻螟赤眼蜂（*Trichogramma japonicum*）寄主利他素主要存在于三化螟（*Tryporyza incertulas*）卵块盖毛中，雌蛾鳞片中含量次之，而雄蛾鳞片中含量较少（邹卫辉等，2002）。三化螟的卵块、卵毛和雌虫尾毛中存在的利他素，能诱发螟卵啮小蜂（*Tetrasticichhus schoenobii*）的触角敲打和产卵行为，卵毛上的活性物质被丙酮水溶液抽提，经初步鉴定这种物质是甘氨酸和丝氨酸（符文俊等，1981）。茶毛虫黑卵蜂（*Telenomus cuproctidis*）也是通过寄主——茶黄毒蛾（*Euproctis pseudoconspersu*）卵块上存在的利他素来识别寄主卵的（欧晓明等，1997）。练永国等（2007）

研究发现亚洲玉米螟卵的挥发性物质是玉米螟赤眼蜂(*Trichogramma ostriniae*)的直接信息源,它是赤眼蜂寄主存在的最可靠的信息,同时亚洲玉米螟的鳞片、玉米螟交配未产卵和产卵后前期的雌蛾附腺分泌物在一定浓度内对赤眼蜂也有引诱作用。此外,研究发现一些作用于寄主定位的利他素也存在于寄主分泌的蜜露中,黑刺粉虱(*Aleurocanthus spiniferus*)蜜露中的糖和氨基酸是寄主搜索利他素的有效成分且糖的组成对提高长角广腹细蜂(*Amitus longiconis*)寄生率很有效(李正西等,1993)。茶蚜蜜露能够显著引诱中华草蛉(*Chysopa sinica*)、蚜茧蜂(*Aphidius* sp.)和七星瓢虫(*Coccinella septempunctata*),茶蚜蜜露之所以吸引天敌,正是因为其中含有利他素组分,能被天敌寄生蜂利用(韩宝瑜等,2000;2001;2007)。

此外,天敌还常利用植食性昆虫的各种信息素作为搜索、定位寄主(或猎物)的信息源。如螟黄赤眼蜂利用小菜蛾的性信息素顺式 - 11 - 十六烯乙酸酯进行寄主定位(Reddy *et al.*,2002)。捕食性天敌松干蚧花蝽(*Elatophilus hebraicus*)可以利用以色列松干蚧、日本松干蚧和松干蚧(*Matsucoccu feytaudi*)的性信息素对这些猎物进行定位搜索(Mendel *et al.*,1995;Dunkelblum *et al.*,1996;Dunkelblum *et al.*,2000)。专食性黄蚜小蜂(*Aphytis chilensis*)长距离寻找寄主夹竹桃盾蚧(*Aspidiotus nerii*)的过程中,利用夹竹桃盾蚧的性信息素对其定位(Lo Pinto *et al.*,2002)。苹绕实蝇(*Rhagoletis pomonella*)对它产过卵的果实用一种外激素做上标记,可能是防止其他个体再产卵,然而它的天敌苹果实蝇茧蜂(*Opius lectus*)恰好利用了这种标记化合物搜索寄主(Prokopy *et al.*,1978)。蚜虫受到捕食者或寄生蜂攻击时,会从腹管中分泌出报警信息素(*E*) - β - 法尼烯,很多天敌昆虫以此作为寻找寄主的化学线索(张峰等,2001)。黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)和拟果蝇(*Drosophila simulans*)释放一种聚集信息素 *cis* - vaccenyl acetate,室内试验证实这两种果蝇幼虫的寄生蜂能利用它们的聚集信息素进行产卵位点的搜索(Hedlund *et al.*,1996)。

天敌昆虫在搜寻寄主的过程中往往会将来自寄主(或猎物)和植物的信息物质进行综合判别。如来自二化螟幼虫、稻纵卷叶螟(*Chaphalocrocis medina*)幼虫及其虫粪的挥发物对螟蛉绒茧蜂(*Cotesia ruficrus*)都有显著的引诱作用,若从被害水稻中去除害虫和虫粪后,螟蛉绒茧蜂不能区分被害水稻和机械损伤水稻的挥发物(陈华才等,2003)。一般来说,对于以昆虫幼虫为寄主(或猎物)的天敌昆虫来说,植物受害所产生的挥发性物质对它们的引诱作用,常远远超过植食性昆虫本身或其遗留的粪便。

3. 学习行为

植食性昆虫与天敌昆虫之间一直进行着"躲藏与搜寻的游戏",两者之间对彼此产生的选择压力促进它们的协调进化。植食性昆虫发展有效的躲避策略,而天敌昆虫则不断提高其搜索能力,学习行为是天敌昆虫有效搜索的关键所在。目前,对于寄生性天敌昆虫的学习行为已有许多研究,而对捕食性天敌昆虫的表型可塑

性研究相对较少。

寄生性天敌的学习行为已有全面综述(刘树生等,2003)。很多寄生性天敌主要通过联系性学习来不断调整其对各种刺激的反应,提高搜索效率。如 Liu 等(2003)观察发现,寄生于以萝卜为食的小菜蛾幼虫、羽化出来的菜蛾盘绒茧蜂(*Cotesia plutellae*),在大白菜和结球甘蓝两种植物气味之间,明显地选择大白菜,对大白菜上小菜蛾幼虫的寄生率也明显高于结球甘蓝上的幼虫寄生率;然而,新羽化雌蜂在结球甘蓝上有一次产卵寄生的经历后,即表现出对结球甘蓝气味的嗜好。事实上,类似的现象屡有报道。学习是一个相当复杂的行为过程,受其食性专化程度、寄主发育阶段、天敌生理状态等多方面因素的影响。如 Wäcker(1994)研究发现,在寄主植物花与受寄主损害叶片的挥发物间,饥饿的粉蝶盘绒茧蜂将强烈地趋向寄主植物花的气味,而饱食后的寄生蜂则明显地选择受寄主损害叶片的挥发物。对于隆脊瘿蜂(*Leptopilina* spp.,)交配和产卵经历可使其对所经过的气味反应更灵敏(Perez - Maluf *et al.*,1998)。

捕食性天敌昆虫中,对捕食螨的学习行为的研究比较系统。对猎物搜索有学习经验的捕食性螨——智利小植绥螨可以利用猎物为害利马豆的诱导挥发物水杨酸甲酯和(3*E*,7*E*) - 4,8,12 - 三甲基 - 1,3,7,11 - 十三碳四烯,从而区别猎物二斑叶螨和非猎物甜菜夜蛾(De Boer *et al.*,2004;2005)。这种联系性学习行为可能有助于捕食性螨类在复杂的自然环境中对猎物进行搜索与定位(De Boer *et al.*,2006)。此外,对捕食性蝽(*Anthocoris nemoralis*)等其他捕食性天敌的联系性学习行为也有一些研究(Drukker *et al.*,2000)。

三、昆虫的嗅觉信息识别

在寄主植物 - 害虫 - 天敌昆虫三营养级关系的化学通讯中,昆虫嗅觉识别是十分重要的环节。而昆虫触角中的气味结合蛋白(OBP)是昆虫嗅觉识别的分子基础。气味结合蛋白是一类亲水性的酸性蛋白,在触角感受器淋巴液中浓度很高,主要分为 4 种,即性信息素结合蛋白(PBP)、普通气味结合蛋白 1(GOBP1)、普通气味结合蛋白 2(GOBP2)和气味结合蛋白类似蛋白(CSP)。它们在昆虫识别外界气味物质中起着重要的作用,近 10 多年来,国内外对其进行了广泛、深入的研究。

第一个发现的昆虫气味结合蛋白是性信息素结合蛋白,是通过同位素标记多音大蚕蛾(*Antheraea polyphemus*)的信息素来探测与其结合的蛋白而得到的(Vogt *et al.*,1981)。随后科研人员采用直接提取昆虫触角粗蛋白,然后通过聚丙烯酰胺凝胶电泳、凝胶层析离子交换柱和反相高效液相色谱等方法进行分离纯化来获得昆虫的气味结合蛋白。由于大部分昆虫触角小,要分离纯化得到大量的气味结合蛋白往往比较困难,而且分离纯化过程繁琐。近年来,科学家们已利用新发展起来的分子生物学技术克隆获得气味结合蛋白的目的基因,再利用基因表达的方法获得大量目的蛋白用于后续研究,这样就解决了因昆虫触角小、分离的 OBP 量少而难以进行生化分析和功能研究的困难。气味结合蛋白的克隆方法也经历了从设计

兼并引物到文库筛选并结合一些其他克隆技术的过程。随着果蝇、棉铃虫等昆虫基因组测序工程计划的完成,采用生物信息学技术推断并发掘昆虫气味结合蛋白基因将会取得更大的成功。

目前,气味结合蛋白的功能及与气味分子之间的相互作用是研究的一个热点。Grosse 等(2006)培养了稳定的表达家蚕可能的性信息素结合蛋白受体 BmOR-1 和 BmOR-3 的细胞表达系统,并用钙成像技术评估了它们对溶解在二甲基亚砜中的性信息素的反应。家蚕性信息素由蚕蛾醇和蚕蛾醛组成。表达 BmOR-1 的细胞对蚕蛾醇和蚕蛾醛都有反应,而表达 BmOR-3 的细胞只对蚕蛾醛产生反应。使用原核表达的重组家蚕性信息素结合蛋白 BmPBP 代替二甲基亚砜进行试验表明,溶解在 BmPBP 中的蚕蛾醇能引起表达 BmOR-1 细胞的反应,单独的 BmPBP 和蚕蛾醇都不能引起 BmOR-1 的反应。而溶解在 BmPBP 中的蚕蛾醛不能引起表达 BmOR-1 细胞的反应,并且溶解在 BmPBP 中的蚕蛾醛也不能引起表达 BmOR-3 细胞的反应。而且表达 BmOR-1 细胞的反应强度依靠 BmPBP/蚕蛾醇混合物中的 BmPBP 浓度。试验结果表明 BmOR 和 BmPBP 在家蚕识别性信息素过程中起到同样重要的作用。

Campanacci 等(2001)研究了甘蓝灯蛾、多音大蚕蛾和家蚕的重组性信息素结合蛋白 MbarPBP1-M6 与配基蒽胺(aminoanthracene,AMA)体外荧光动态结合。结果表明 AMA 可以与 MbarPBP1 和 ApolPBP1 进行结合而不与 BmorPBP 和 MbarPBP1-M6 结合。在沙漠蝗的 OBP 与化学感受蛋白(chemosensory proteins,CSP)的结合试验中,1-NPN 可用来衡量 OBP 及 CSP 与其他配基的竞争结合能力(Ban *et al.*,2002)。2001 年有学者报道采用“挥发气味结合试验(VOBA)”的方法研究意大利蜜蜂(*Apis mellifera*)重组蛋白 ASP2 的结合特征,结果表明该重组蛋白能够与多种气味分子相结合,包括 2-庚酮、乙酸异戊酯、3-异丙基-3-甲氧基吡嗪和 β-紫罗兰酮等(Briand *et al.*,2000;2001)。Leal 等(2005)使用“冷结合试验(cold binding assay)”方法研究家蚕性信息素蚕蛾醇与家蚕重组 PBP 的结合特性,发现在 pH 为 7 时二者的解离常数为 K_D = 105 nmol/L,有很强的结合能力。Watanabe 等(2007)采用同样的方法发现尺蠖(*Ascotis selenaria*)天然 AscrPBP1 可以与人工合成的 19C 性信息素结合,而且还可以与 3,6,9-十九碳三烯及其 3,4-环氧派生物、6,7-环氧派生物和 9,10-环氧派生物结合。利用 X 射线衍射结合核磁共振技术研究气味结合蛋白的三维结构也是近来兴起的一个方向。Sandler 等(2000)研究发现家蚕 PBP 由 6 个 α 螺旋构成,蚕蛾醇与 PBP 上一个由 4 个 α 螺旋构成的疏水囊结合。

RNAi 方面的研究发现,敲除 OBP57e 和 OBP57d 的基因改变了果蝇对正己酸和正辛酸的偏爱,而敲除其中一个基因的个体则表现为驱避作用(Matsuo *et al.*,2007)。敲除红火蚁(*Solenopsis invicta*)一个 OBP 基因后,产生多蚁后现象,这种 OBP 正常情况下在胸部表达(Krieger *et al.*,2002)。敲除一个在蜜蜂(*Apis mellifera*)受精卵和胚胎中表达的 CSP 基因后,蜜蜂的卵不能正常孵化(Maleszka

et al.,2007)。

中国农业科学院植物保护研究所郭予元院士的研究小组开展了棉铃虫嗅觉信号传导的分子生物学机制研究,克隆了气味结合蛋白、气味降解酶、高度保守的非典型性气味受体、G 蛋白、感觉神经元膜蛋白(SNMP)和化学感受蛋白(CSP);采用原位杂交、免疫组化和实时荧光定量 PCR 技术测定了与嗅觉有关的这些蛋白的组织和时间定位;采用酵母双杂交法测定了与 G 蛋白互作的相关蛋白;为阐明棉铃虫及夜蛾科昆虫嗅觉行为的分子机制奠定了良好的基础。该研究小组还首次开展了棉铃虫中红侧沟茧蜂嗅觉信号传导的分子生物学机制研究,克隆和表达了数十类中红侧沟茧蜂气味结合蛋白和化学感受蛋白。气味结合蛋白 MmedOBP2 能够与柠檬醛、α-蒎烯、β-紫罗兰酮、苯乙酮、苯甲醛、3,4-二甲基苯甲醛、4-乙基苯甲醛等结合。推断 MmedOBP2 能够参与中红侧沟茧蜂对柠檬醛等气味的识别过程。另外发现,化学感受蛋白(MmedCSP1)在 365 nm 激发光下能够产生内源荧光,MmedCSP1 能够与水杨酸甲酯、戊烷、罗勒烯、β-紫罗兰酮、3,4-二甲基苯甲醛、2-己酮、叶醇等多种信息化合物识别结合,β-紫罗兰酮与 MmedCSP1 的结合常数为16.89 μmol/L。上述成果为进一步研究中红侧沟茧蜂等膜翅目天敌利用嗅觉寻找寄主昆虫的行为奠定了基础(未发表资料)。

四、天敌昆虫行为调控

1. 人工合成信息物质

通过分析渐狭叶烟草(*Nicotiana attenuata*)受害时释放的 5 种挥发物(顺式-3-己烯醇、芳樟醇和顺式香柑油烯等)的含量,研究人员合成并在田间模拟释放这几种化合物,发现能够极大地提高天敌大眼长蝽(*Geocoris pallens*)对害虫番茄天蛾(*Manduca quinquemaculata*)、盲蝽(*Dicyphus minimus*)、烟草跳甲(*Epitrix hirtipennis*)卵的捕食量(Kessler *et al.*,2001)。James(2005)在蛇麻草园中先后释放人工合成的植物挥发物组分,发现至少有 13 种(或属)天敌昆虫对一种或几种挥发物有明显的趋向行为。植物挥发物 2-苯基乙醇(2-phenylethanol)对草蛉类,特别是雌性绿草蛉(*Chrysoperla carnea*),同时对一些瓢虫也有引诱作用,美国 MSTRS 科技有限公司已对此进行了商业化开发,商品名为 Benallure®(Khan *et al.*,2008)。我国在这方面也有不少研究,如韩宝瑜等(2005)在鉴定出虫害茶梢挥发物中具有对天敌有引诱作用的组分后,将活性组分按一定的比例配制成引诱天敌昆虫的引诱剂,放于田间,1~2 天内即可诱来天敌控制害虫。Yu 等(2008)报道棉花挥发物组分壬醛、3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯、乙酸-3-己烯酯和(*Z*)-丙酸-3-己烯酯在田间释放后对棉铃虫寄生蜂——中红侧沟茧蜂有明显吸引作用,其中 3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯的吸引能力最强,同时这些物质对七星瓢虫、黑食蚜盲蝽(*Deraeocoris punctulatus*)、小花蝽(*Orius similis*)、四条小食蚜蝇(*Paragus quadrifasciatus*)、腰带长体茧蜂(*Macrocentrus linearis*)、草间小黑蛛(*Erigonidium graminicolum*)等天敌均有吸引作用。

2. 昆虫利他素

在松树林中，利用以色列松干蚧性信息素诱芯监测其捕食性天敌松干蚧花蝽种群动态和地理分布，并用来判定以色列松干蚧的其他捕食性天敌（Mendel *et al.*，1997）。进一步的田间诱捕试验表明以色列松干蚧、海岸松干蚧、日本松干蚧的性信息素诱捕器可以引诱到两个类群的捕食性天敌：*Elatophilus* 属的花蝽和 *Hemerobius*、*Sympherobius* 属的褐蛉。在古北区的西部地区诱捕到了松干蚧花蝽、*Elatophilus nigricornis*、*Elatophilus crassicornis*、*Hemerobius stigmaterus* 和 *Sympherobius fuscescens*，在美国诱捕到了 *Elatophilus inimica*、*Hemerobius stigma*、*H. stigmaterus*。松干蚧花蝽能够被 3 种松干蚧的性信息素引诱，其他花蝽种类则只对一种或两种信息素起反应（Mendel *et al.*，2004）。印巴黄蚜小蜂（*Aphytis melinus*）是防治红圆蚧（*Aonidiella auranti*）的有效天敌，在对其的商业化饲养过程中，于释放之前用 *O* - 咖啡酰酪氨（*O* - caffeoyltyrosine）处理该蜂，可以作为提高该蜂对红圆蚧防治效果的一种有效方法（Hare *et al.*，1997）。Branco 等（2006）研究发现，捕食性瓢虫 *Rhyzobius* sp. 对海岸松干蚧和日本松干蚧的性信息素有明显的偏好性。在田间诱集试验中，蚜虫性信息素对七星草蛉（*Chrysopa rognate*）、菜蚜茧蜂等均有明显的引诱作用（Gabrys *et al.*，1997；Boo *et al.*，1998）。

长角广腹细蜂寄主定位的利他素存在于寄主分泌的蜜露，用茶黑刺粉虱（*Aleurocanthus spiniferus*）蜜露中的 12 种氨基酸和 6 种糖分，以各个组分的比例配成"人工蜜露"喷于茶园中，发现处理区长角广腹细蜂的寄生率比对照区高 10% ~ 20%（李正西等，1993）。韩宝瑜（2005）则利用分离出的茶树互利素、茶尺蠖（*Ectropis oblique hypulina*）体壁上的利他素、茶花信息物质组配成诱集剂，在田间这种诱集剂对绒茧蜂（*Apanteles* spp.）、蜘蛛等天敌具有很强的吸引能力，从而提高了对茶尺蠖的自然控制效率。通过识别利他素的应用，还使一部分非寄主卵获得寄生性天敌识别所需的化学因子，从而诱发能识别该利他素的寄生性天敌的寄生行为。Strand 等（1982）成功利用寄主识别利他素，诱使黑卵蜂（*Telenomus heliothidis*）在非寄主草地贪夜蛾和 *Phthorimaea operculella* 卵上寄生并羽化。

3. 活体植物挥发物

一些植物对天敌昆虫有着特殊的吸引作用，因此可作为诱集植物在作物田种植，从而提高田间天敌昆虫的种群数量，增加天敌昆虫的自然控害能力。如周大荣等（1997）研究报道，夏玉米田间作匍匐型绿豆能显著地提高玉米螟赤眼蜂对玉米上亚洲玉米螟卵的寄生率。这主要是因为绿豆叶片的挥发性物质强烈刺激了玉米螟赤眼蜂的定向行为（王振营等，2000）。近几年，Khan 等在成功发展"push - pull"策略防治玉米茎螟 *Busseola fusca* 和 *Chilo partellus* 的基础上，系统研究了玉米茎螟的诱集、驱避植物对捕食性与寄生性天敌的行为调控作用。研究发现，糖蜜草对玉米茎螟具有驱避作用，同时能够强烈地吸引其天敌大螟盘绒茧蜂（*Cotesia sesamiae*），因此在玉米田间作糖蜜草（*Melinis minutiflora*）能有效控制玉米茎螟的危害（Khan *et al.*，1997；2000）。室内行为测定试验证实了大螟盘绒茧蜂对糖蜜草的选

择偏好现象,发现吸引大螟盘绒茧蜂的主要挥发物组分包括(*E*) - 罗勒烯、(*E*) - 4,8 - 二甲基 - 1,3,7 - 壬三烯、β - 石竹烯、蛇麻烯和 α - 异松油烯(Khan *et al.*,1997;2000;Pickett *et al.*,2006)。玉米茎螟的驱避植物西班牙三叶草(*Desmodium uncinatum*)、诱集植物高粱(*Sorghum vulgare*)对其寄生蜂也都有一定的吸引作用。此外,与单作对照田相比,"push - pull"处理田捕食性天敌的种群数量以及玉米茎螟的被捕食率也有明显提高(Khan *et al.*,2008)。

4. 外源诱导剂

茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)、顺式 - 3 - 乙酸乙烯酯(HA)是植物体内重要的信号物质,应用人工合成的"信号引导物"能够诱导植物释放挥发性物质从而引起植物间接防御(Shulaev *et al.*,1997;Birkett *et al.*,2000;Ozawa *et al.*,2000;Hunter,2002;Engleberth *et al.*,2004),但很多昆虫对这些"信号引导物"没有直接的反应(Jame,2005)。如 James(2003a;2003b)发现田间施用 MeSA 能有效地吸引绿草蛉(*Chrysopa nigricornis*)、大眼长蝽、小黑瓢虫(*Stethorus punctum*)以及一些食蚜蝇,施用 HA 能引诱捕食性蝽(*Deraeocoris brevis*)、暗小花蝽(*Orius tristicolor*)和小黑瓢虫等天敌昆虫。在大豆种植园,Zhu 等(2005)设置诱芯为 MeSA 的诱捕器引诱七星瓢虫来控制大豆蚜(*Aphis glycines*)的危害。此外,还有一些有关 MeSA 和 HA 诱集田间天敌昆虫的报道(James *et al.*,2004;2005;Jame,2005),但应用 JA 和茉莉酸甲酯(MeJA)进行诱导方面的研究报道相对较多。

Thaler(1999)在田间用稀释的 JA 溶液喷施番茄,3 周后处理植株上的甜菜夜蛾镶颚姬蜂(*Hyposoter exiguae*)蛹数(反映甜菜夜蛾幼虫被寄生数的一个指标)比对照植株上的高一倍。Dicke 等(1999)应用外源 JA 处理利马豆,发现诱导处理后的利马豆嫩梢和茎能够挥发大量挥发性化合物,在 Y 形管试验中,二斑叶螨捕食性天敌智利小植绥螨对外用 JA 处理植株表现出了明显的选择偏好性。Gols 等(1999)应用外源 JA 处理扶郎花,获得了与 Dicke 等(1999)报道相似的结果。Meiners 等(2000)应用外源 JA 溶液处理榆树(*Ulmus minor*),诱导产生挥发性化合物吸引榆叶甲(*Xanthogaleruca luteola*)的寄生性天敌啮小蜂(*Oomyzus gallerucae*),结果表明,在处理榆树上的天敌数量显著多于对照。Kessler 等(2001)发现在烟草植株上烟草天蛾卵块数量相同的条件下,每株用 200 μg 外源 MeJA 处理诱导后,处理植株上卵块被大眼长蝽的捕食率是对照的 13 倍。Heil 等(2001)应用外源 JA 处理香桐 *Macaranga tanarius*,诱导其叶片产生蜜露吸引蚂蚁、蝇类、寄生蜂来控制植食性害虫,结果表明,诱导处理植株上的害虫数量明显低于未处理的对照。van Poeke 等(2002)应用外源 JA 处理拟南芥,结果表明,在诱导处理植株上的菜粉蝶幼虫的寄生性天敌微红绒茧蜂(*Cotesia rubecule*)天敌数量显著多于未处理的对照。白菜和甘蓝经外源 JA 处理后对菜蛾绒茧蜂也有更强的引诱力(吕要斌等,2004)。在玉米、水稻等其他植物上施用 JA 后,也可以诱导植株释放引诱寄生性天敌的化合物,从而提高寄生蜂的寄生率(Ozawa *et al.*,2004;Lou *et al.*,2005)。

5. 转基因植物

通过改良寄主植物的遗传基因,改变 HIPVs 含量或组分从而吸引天敌昆虫,也是一条有效的生物防治措施。目前已经能够成功地对一些寄主植物进行基因工程修饰获得转基因植株,这种转基因植物能够有效吸引天敌昆虫。例如,过量表达源自于草莓植株的橙花叔醇合成酶的转基因拟南芥能大量释放橙花叔醇,智利小植绥螨对转基因拟南芥表现出的趋性显著强于正常植株(Kappers *et al.*,2005)。玉米植株受鳞翅目害虫为害后,萜烯合成酶 TPS10 表达量明显增加,调控释放出大量的倍半萜烯类物质,这些单萜和倍半萜烯类挥发物对缘腹绒茧蜂有吸引作用(Turlings *et al.*,1990)。Schnee 等(2006)通过转基因技术在拟南芥中过量表达 TPS10 来促使其大量释放与玉米中相似的倍半萜烯类挥发物。通过行为测定发现缘腹绒茧蜂对这种转基因拟南芥表现出了明显的偏好性。Shiojiri 等(2006)利用转基因技术使拟南芥在受到菜粉蝶幼虫取食为害后,其绿叶气体的释放量明显增加,从而对菜粉蝶盘绒茧蜂产生更强的吸引力。(*E*)-β-法尼烯为蚜虫报警信息素的主要成分,Beale 等(2006)从薄荷中克隆了(*E*)-β-法尼烯基因,并将其转化至拟南芥中使 β-法尼烯大量表达,该转基因植物不仅能驱避蚜虫,而且能引诱天敌菜蚜茧蜂。

五、结语

寄主植物-害虫-天敌昆虫三营养级之间的关系非常复杂,尤其是虫害诱导植物释放挥发物、天敌昆虫的化学信息识别等方面涉及一系列的生化过程,探明这些问题需要多学科的通力合作。目前,在 HIPVs 的组分分析、天敌昆虫的行为与电生理反应等方面已开展了大量工作,但这是后续各项工作深入开展的基础,需继续予以重视。相关研究技术和手段在不断成熟、提高,能有效地证实、完善或纠正以往的研究结果,这将有助于全面、深入地阐明三营养级之间的协同进化关系。近几年,昆虫嗅觉识别机制的研究备受关注,一些模式昆虫与多种植食性昆虫气味结合蛋白、气味受体蛋白的基因序列分析、克隆、功能验证等方面取得了突破性的进展,但天敌昆虫上相关研究报道甚少(王桂荣等,2002;2004)。明确天敌昆虫识别气味物质的分子基础,对解析天敌昆虫对寄主(或猎物)的选择行为策略无疑是个巨大推动,也势必促进对三营养级之间的协同进化关系的深入理解和认识。

明确寄主植物-害虫-天敌昆虫化学通讯及识别机制,在阐明不同营养层生物之间协同进化关系的同时,也为开创害虫治理新途径奠定了基础。一方面,可以通过间作诱集植物来提高作物田天敌昆虫的种群数量和控害作用,尽管这在实际操作过程中具有一定困难。然而,生态治理和生境调控的害虫防治理念日益增强,将促进这一策略的发展和利用,近几年已出现了一些成功实例(Gurr *et al.*,2004;Khan *et al.*,2008)。20 世纪 80 年代至今,转基因技术在作物抗病虫等诸多领域取得了巨大成功,为推动世界农业的发展、保障粮食安全作出了重要贡献。与此同时,转基因技术在植物挥发物调控上也取得了阶段性的成功(Kappers *et al.*,2005;

Shiojiri *et al*. ,2006)。尽管这一领域初现端倪,但受到了普遍关注,转基因“诱集植物”的利用将在天敌昆虫的行为调控措施方面翻开崭新的一页。另一方面,就是利用人工合成的植物或植食性昆虫挥发物组分以及 JA、MeSA 等“信号引导物”进行天敌昆虫行为调控,目前相关成功实例较多。但如何有效地提高引诱作用和防治效率、扩大适用范围、改善利用性能、增加在害虫综合治理中的比重尚待研究,这些问题直接关系到这些手段的可行性与利用前景。另外,人工合成物质的施用对农田生物群落的影响还知之甚少,这可能会部分影响这些技术的发展和利用。

参考文献

陈华才,娄永根,程家安. 2003. 寄主昆虫及被害水稻的挥发物对螟蛉绒茧蜂寄主选择行为的影响. 浙江大学学报(农业与生命科学版),29:21-26.

杜孟浩,严兴成,娄永根,程家安. 2005. 褐飞虱唾液中诱导水稻释放挥发物的活性组分研究. 浙江大学学报(农业与生物技术版),31:237-244.

符文俊,杜家纬. 1981. 昆虫利他素. 昆虫知识,18:132-135.

高海波,张玉翠,沈应柏. 2006. 虫害诱导的植物体内的信号事件. 西北林学院学报,21:87-90.

韩宝瑜,陈宗懋. 2000. 七星瓢虫和异色瓢虫四变种成虫对茶蚜蜜露的搜索行为和蜜露的组分分析. 生态学报,20:495-501.

韩宝瑜,周鹏,付建玉,崔林. 2005. 昆虫化学信息素诱集绒茧蜂控制茶尺蠖的研究. 茶叶科学,26:72-75.

韩宝瑜,周成松. 2007. 茶蚜(*Toxoptera aurantii*(Boyer))蜜露分泌节律及对多种天敌的引诱效应. 生态学报,27:3 637-3 643.

韩宝瑜. 2001. 茶蚜体表漂洗物对天敌的引诱活性及组分分析. 昆虫学报,44:541-547.

李正西,陈常铭,唐明远. 1993. 长角广腹细蜂的搜索利他素. 昆虫学报,36:45-50.

练永国,王素琴. 2007. 挥发性信息化合物对玉米螟赤眼蜂寄主选择行为的影响. 昆虫学报,50:448-451.

刘树生,江丽辉,李月红. 2003. 寄生蜂成虫在寄主搜索过程中的学习行为. 昆虫学报,46:228-236.

娄永根,汪霞,杜孟浩,周国鑫,王霞. 2005. 寄生性天敌寄生行为及研究中应注意的若干问题. 生态学杂志,24:438-442.

吕要斌,刘树生. 2004. 外源茉莉酸诱导植物反应对菜蛾绒茧蜂寄生选择行为的影响. 昆虫学报,47:206-212.

欧晓明,江汉华,陈常铭. 1997. 茶毒蛾黑卵蜂识主利他素的研究. 中国生物防治,13:2-7.

彭金英,黄勇平. 2005. 植食性昆虫诱导的挥发物及其在植物通讯中的作用. 植物生理学通讯,41:679-683.

陶淑霞,万方浩,仝赞华,赵奎军. 2000. 引诱赤眼蜂产卵的他感化合物物质源研究及生物活性测定. 中国农业科学,33:59-63.

王琛柱,钦俊德. 2007. 昆虫与植物的协同进化:寄主植物 - 铃实蛾 - 寄生蜂相互作用. 昆虫知识,44:311-319.

王贵强,John E. L. 2002. 利他素对赤眼蜂寄主搜寻行为的影响. 黑龙江大学自然科学学报,19:

108-111.
王桂荣,郭予元,吴孔明. 2002. 昆虫触角气味结合蛋白的研究进展. 昆虫学报,45:131-137.
王桂荣,郭予元,吴孔明. 2004. 昆虫感受气味物质的分子机制研究进展. 农业生物技术学报,12:720-726.
王锦举,宗良炳. 1990. 螟黄赤眼蜂寻找寄主利他素的研究//昆虫学研究文集. 北京:北京农业大学出版社,1-5.
王振营. 2000. 绿豆叶片提取液对玉米螟赤眼蜂寄生率的影响. 植物保护学报,27:190-191.
王振营,周大荣,Hassan S. A. 1996. 欧洲玉米螟雌蛾鳞片提取液对玉米螟赤眼蜂寄主搜寻行为的影响. 植物保护学报,23:373-378.
于惠林,张永军,孙国军,郭予元,高希武. 2006. 棉铃虫天敌中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 对不同处理棉花的趋性行为反应. 应用与环境生物学报,12:67-71.
张峰,阚伟,张钟宁. 2001. 寄主植物-蚜虫-天敌三重营养关系的化学生态学研究进展. 生态学报,21:1 025-1 033.
周大荣,宋彦英,何康来,王振营,郑礼,张广义. 1997. 玉米螟赤眼蜂适宜生境的研究和利用:Ⅱ玉米螟赤眼蜂在不同生境中的分布与种群消长. 中国生物防治,13:49-52.
邹卫辉,雷朝亮,张帆. 2002. 寄主利他素对稻螟赤眼蜂寄生行为的影响. 昆虫知识,39:370-373.
Agbogba B. C. ,Powell W. 2007. Effect of the presence of a nonhost herbivore on the response of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to host-infested cabbage plants. *Journal of Chemical Ecology*,33:2 229-2 235.
Agrawal A. A. 2000. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Current Opinion in Plant Biology*,3:329-335.
Alborn H. T. ,Brennan M. M. ,Tumlinson J. H. 2003. Differential activity and degradation of plant volatile elicitors in regurgitant of tobacco hornworm (*Manduca sexta*) larvae. *Journal of Chemical Ecology*,29:1 357-1 372.
Alborn H. T. ,Turlings T. C. J. ,Jones T. H. ,Stenhagen G. ,Loughrin J. H. ,Tumlinson J. H. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*,276:945-949.
Arimura G. I. ,Tashiro K. ,Kuhara S. ,Nishioka T. ,Ozawa R. ,Takabayashi J. 2000. Gene responses in bean leaves induced by herbivory and by herbivore-induced volatiles. *Biochemical and Biophysical Research Communications*,277:305-310.
Ban L. ,Zhang L. ,Yan Y. ,and Pelosi P. 2002. Binding properties of a locust's chemosensory protein. *Biochemical and Biophysical Research Communications*,293(1):50-54.
Beale M. H. ,Birkett M. A. ,Bruce T. J. A. ,Chamberlain K. ,Field L. M. ,Huttly A. K. ,Martin J. L. ,Parker R. ,Phillips A. L. ,Pickett J. A. 2006. Aphid alarm pheromone produced by transgenic plants affects aphid and parasitoid behaviour. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,103:10 509-10 513.
Birkett M. A. ,Campbell C. A. M. ,Chamberlain K. ,Guerrieri E. ,Hick A. J. ,Martin J. L. ,Matthes M. ,Napier J. A. ,Pettersson J. ,Pickett J. A. ,Poppy G. M. ,Pow E. M. ,Pye B. J. ,Smart L. E. ,Wadhams G. H. ,Wadhams L. J. ,Woodcock C. M. 2000. New roles for cisjasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,97:9 329-9 334.

Birkett M. A. ,Chamberlain K. ,Guerrieri E. ,Pickett J. A. ,Wadhams L. J. ,Yasuda T. 2003. Volatiles from whitefly-infested plant elicit a host-location response in the parasitoid,*Encarsia formosa*. *Journal of Chemical Ecology*,29:1 589-1 600.

Boo K. S. , Yang J. P. 2000. Kairomones used by *Trichogramma chilonis* to find *Helicoverpa assulta* eggs. *Journal of Chemical Ecology*,26:359-375.

Boo K. S. ,Chung I. B. ,Han K. S. ,Picket J. A. ,Wadhams L. J. 1998. Response of the lacewing *Chrysopa cognata* to pheromones of its aphid prey. *Journal of Chemical Ecology*,24:631-643.

Bostock R. M. 2005. Signal crosstalk and induced resistance:straddling the line between cost and benefit. *Annual Review of Phytopathology*,43:545-580.

Branco M. ,Franco J. C. ,Dunkelblum E. ,Assael F. ,Protasov A. ,Ofer D. ,Mendel Z. 2006. A common mode of attraction of larvae and adults of insect predators to the sex pheromone of their prey (Hemiptera:Matsucoccidae). *Bulletin of Entomological Research*,96:179-185.

Briand L. ,Nespoulous C. ,Huet J. C. 2001. Ligand binding and physico-chemical properties of ASP2,a recombinant odorant-binding protein from honeybee(*Apis mellifera* L). *European Journal of Biochemistry*,268:752-760.

Briand L. ,Nespoulous C. ,Perez V. ,ReÂmy J. J. ,Huet J. C. ,Pernollet J. C. 2000. Ligand-binding properties and structural characterization of a novel rat odorant-binding protein variant. *European Journal of Biochemistry*,267:3 079-3 089.

Bruxelles G. L. ,Roberts M. R. 2001. Signals regulating multiple responses to wounding and herbivores. *Critical Reviews in Plant Sciences*,20:487-521.

Byun-McKay A. ,Godard K. A. ,Toudefallah M. ,Martin D. M. ,Alfaro R. ,King J. ,Bohlmann J. , Plant A. L. 2006. Wound induced terpene synthase gene expression in *Sitka spuce* that exhibit resistance or susceptibility to attack by the white pine weevil. *Plant Physiology*,140:1 009-1 021.

Byun-McKay A. ,Hunter W. L. ,Godard K. A. ,Wang S. X. ,Martin D. M. ,Bohlmann J. ,Plant A. L. 2003. Insect attack and wounding induce traumatic resin duct development and gene expression of (−)-pinene synthase in *Sitka spruce*. *Plant Physiology*,133:368-378.

Campanacci V. ,Krieger J. ,Bette S. ,Sturgis J. N. ,Lartigue A. ,Cambillau C. ,Breer H. ,Tegoni M. , Campanacci V. 2001. Revisiting the specificity of *Mamestra brassicae* and *Antheraea polyphemus* pheromone binding proteins with a fluorescence binding assay. *Journal of Biological Chemistry*,276:20 078-20 084.

Colazza S. ,Fucarino A. ,Peri E. ,Salerno G. ,Conti E. ,Bin F. 2004. Insect oviposition induces volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids. *Journal of Experimental Biology*,207:47-53.

Colazza S. ,Mcelfresh J. S. ,Millar J. G. 2004. Identification of volatile synomones,induced by *Nezara viridula* feeding and oviposition on bean spp:,that attract the egg parasitoid *Trissolcus basalis*. *Journal of Chemical Ecology*,30:945-964.

Connor E. C. ,Rott A. S. ,Samietz J. ,Dorn S. 2007. The role of the plant in attracting parasitoids: response to progressive mechanical wounding. *Entomologia Experimentalis et Applicata*,125:145-155.

De Boer J. G. ,Dicke M. 2006. Olfactory learning by predatory arthropods. *Animal Biology*,56:143-155.

De Boer J. G. , Posthumus M. A. , Dicke M. 2004. Identification of volatiles that are used in discrimination between plants infested with prey or nonprey herbivores by a predatory mite. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 2 215-2 230.

De Boer J. G. , Snoeren T. A. L. , Dicke M. 2005. Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and nonprey herbivores. *Animal Behaviour*, 69: 869-879.

Dicke M. , Gols R. , Ludeking D. , Posthumns M. A. 1999. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 1 907-1 922.

Dong W. X. , Wang R. , Zhang Z. N. 2000. Electroantennal responses of a parasitoid *Microplitis mediator* to cotton plant volatiles. *Acta Entomologia Sinica*, 43(Suppl.): 119-125.

Drukker B. , Bruin J. , Sabelis M. W. 2000. Anthocorid predators learn to associate herbivore-induced plant volatiles with presence or absence of prey. *Physiological Entomology*, 25: 260-265.

Dunkelblum E. , Harel M. , Assael F. , Mori K. , Mendel Z. 2000. Specificity of pheromonal and kairomonal response of the Israeli pine bast scale *Matsucoccus josephi* and its predator *Elatophilus hebraicus*. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 1 649-1 657.

Dunkelblum E. , Mendel Z. , Gries G. , Zegelman L. , Hassner A. , Mori K. 1996. Antennal response and field attraction of the predator *Elatophilus hebraicus* (Hemiptera: Anthocoridae) to sex pheromones and analogs of three *Matsucoccus* spp. (Homoptera: Matsucoccidae). *Bioorganic and Medical Chemistry*, 4: 489-494.

Eichenseer H. , Mathews M. C. , Bi J. L. , Murphy J. B. , Felton G. W. 1999. Salivary glucose oxidase: multifunctional roles for *Helicoverpa zea*? *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 42: 99-109.

Engleberth J. , Koch T. , Schuler G. , Bachmann N. , Rechtenbach J. , Boland W. 2001. Ion channel-forming alamethicin is a potent elicitor of volatile biosynthesis and tendril coiling. Cross talk between jasmonate and salicylate signaling in lima bean. *Plant Physiology*, 125: 369-377.

Engleberth J. , Alborn H. T. , Schmelz E. A. , Tumlinson J. H. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 101: 1 781-1 785.

Fäldt J. , Martin D. , Miller B. , Rawat S. , Bohlmann J. 2003. Traumatic resin defense in Norway spruce (*Picea abies*): methyl jasmonate-induced terpene synthase gene expression, and cDNA cloning and functional characterization of(+)-3-carene synthase. *Plant Molecular Biology*, 51: 119-133.

Fatouros N. E. , van Loon J. J. A. , Hordijk K. A. , Smid H. M. , Dicke M. 2005. Herbivore-induced plant volatiles mediate in-flight host discrimination by parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 2 033-2 047.

Gabrys B. J. , Gadomski H. J. , Klukowski Z. , Pickett J. A. , Sobota G. T. , Wadhams L. J. , Woodcock C. M. 1997. Sex pheromone of cabbage aphid *Brevicoryne brassicae*: Identification and field trapping of male aphids and parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, 23: 1 881-1 890.

Gatehouse J. A. 2002. Plant reşistance towards insect herbivores: a dynamic interaction. *New Phytologist*, 156: 145-169.

Geervliet J. B. F. , Vet L. E. M. , Dicke M. 1994. Volatiles from damaged plants as major cues in long-range host-searching by the specialist parasitoid *Cotesia rubecula*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73: 289-297.

Girling R. D. , Hassall M. , Turner J. G. , Poppy G. M. 2006. Behavioural responses of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to volatiles from *Arabidopsis thaliana* induced by *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120:1-9.

Gols R. , Posthumus M. A. , Dicke M. 1999. Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93:77-86.

Grosse W. E. , Svatos A. , Krieger J. 2006. A pheromone-binding protein mediates the bombykol-induced activation of a pheromone receptor in vitro. *Chemical Senses*, 31:547-555.

Gurr G. M. , Wratten S. D. , Altieri M. A. 2004. *Ecological Engineering: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods*. Melbourne: CSIRO Publishing, 1-244.

Halitschke R. , Schittko U. , Pohnert G. , Boland W. , Baldwin I. T. 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuate*. Ⅲ. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiology*, 125:711-717.

Hare J. D. , Morgan D. J. W. , Nguyun T. 1997. Increased parasitization of California red scale in the field after exposing its parasitoid, *Aphytis melinus* to a synthetic kairomone. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 82:73-81.

Hedlund K. , Vet L. E. M. , Dicke M. 1996. Generalist and specialist parasitoid strategies of using odours of adult drosophilid flies when searching for larval hosts. *Oikos*, 77:390-398.

Heil M. , Koch T. , Hilpert A. , Fiala B. , Boland W. , Linsenmair K. E. 2001. Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 98:1 083-1 088.

Hermsmeier D. , Schitko U. , Baldwin I. T. 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. Ⅰ. Large scale changes in the accumulation of growth- and defense-related plant mRNAs. *Plant Physiology*, 125: 683-700.

Hilker M. , Kobs C. , Varama M. , Schrank K. 2002. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. *Journal of Experimental Biology*, 205:455-461.

Hui D. , Iqbal J. , Lehmann K. , Gase K. , Saluz H. P. , Baldwin I. T. 2003. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*: Ⅴ. Microarray analysis and further characterization of large-scale changes in herbivore-induced mRNAs. *Plant Physiology*, 131:1 877-1 893.

Hunter M. D. 2002. A breath of fresh air: beyond laboratory studies of plant volatile-natural enemy interactions. *Agricultural and Forest Entomology*, 4:81-86.

Ishiwari H. , Suzuki T. , Maeda T. 2007. Essential compounds in herbivore-induced plant volatiles that attract the predatory mite *Neoseiulus womersleyi*. *Journal of Chemical Ecology*, 33:1 670-1 681.

James D. G. 2003. Field evaluation of herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects: methyl salicylate and the green lacewing, *Chrysopa nigricornis*. *Journal of Chemical Ecology*, 29:1 601-1 609.

James D. G. 2003. Synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology*, 32:977-982.

James D. G. 2005. Further field evaluation of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Journal of Chemical Ecology*, 31 : 481-495.

James D. G., Grasswitz T. R. 2005. Field attraction of parasitic wasps, *Metaphycus* sp. and *Anagrus* spp. using synthetic herbivore-induced plant volatiles. *Biocontrol*, 50 : 871-880.

James D. G., Price T. S. 2004. Field testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *Journal of Chemical Ecology*, 30 : 1 613-1 628.

Kappers I. F., Aharoni A., van Herpen T., Luckerhoff L. L. P., Dicke M., Bouwmeester H. J. 2005. Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis*. *Science*, 309: 2 070-2 072.

Kessler A., Baldwin I. T. 2001. Defensive function of Herbivore-induced plant volatile emissions in Nature. *Science*, 291 : 2 141-2 144.

Khan Z. R., Ampong-Nyarko K., Chilishwa P., Hassanali A., Kimani S., Lwande W., Overholt W. A., Pickett J. A., Smart L. E., Wadhams L. J., Woodcock C. M. 1997. Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 388 : 631-632.

Khan Z. R., James D. G., Midega C. A. O., Pickett J. A. 2008. Chemical ecology and conservation biological control. *Biological Control*, 45 : 210-224.

Khan Z. R., Pickett J. A., Van den Berg J., Wadhams L. J., Woodcock C. M. 2000. Exploiting chemical ecology and species diversity: stemborer and Striga control for maize and sorghum in Africa. *Pest Management Science*, 56 : 957-962.

Krieger M. J., Ross K. G. 2002. Identification of a major gene regulating complex social behavior. *Science*, 295 : 328-332.

Krips O. E., Willems P. E. L., Gols R., Posthumus M. A., Gort G., Dicke M. 2001. Comparison of cultivars of ornamental crop *Gerbera jamesonii* on production of spider mite-induced volatiles, and their attractiveness to the predator *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology*, 27: 1 355-1 372.

Leal W. S., Chen A. M., Ishida Y., Chiang V. P., Erickson, M. L. 2005. Kinetics and molecular properties of pheromone binding and release. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 102 : 5 386-5 391.

Lecomte C., Pierre D., Pouzat J., Thibout E. 1998. Behavioural and olfactory variations in the leek moth, *Acrolepiopsis assectella*, after several generations of rearing under diverse conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86 : 305-311.

Lewis W. J., Tumlinson J. H. 1988. Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. *Nature*, 331 : 257-259.

Lewis W. J., Jones R. L., Sparks AN. 1971. A host-seeking stimulant for the egg parasite, *Trichogramma evenescens*: its source and a demonstration of its laboratory and field activity. *Annals of the Entomological Society of America*, 65 : 1 087-1 089.

Liu S. S., Jiang L. H. 2003. Differential parasitism of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) larvae by the parasitoid *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) on two host plant species. *Bulletin of Entomological Research*, 93 : 65-72.

Lo P. M., Lo B. P., Peri E., Agrò A., Liotta G., Colazza S. 2002. Responses of *Aphytis chilensis* to the synthetic sex pheromone of the Oleander scale. *IOBC/WPRC Bulletin*, 25 : 1-6.

Lou Y. G. ,Cheng J. A. 2003. Role of rice volatiles in the foraging behaviour of the predator *Cyrtorhinus lividipennis* for the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Biocontrol*,48:73-86.

Lou Y. G. ,Du M. H. ,Turlings T. C. J. ,Cheng J. A. ,Shan W. F. 2005. Exogenous application of jasmonic acid induces volatile emissions in rice and enhances parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. *Journal of Chemical Ecology*,31:1 985-2 002.

Maleszka J. ,Foret S. ,Saint R. 2007. RNAi-induced phenotypes suggest a novel role for a chemosensory protein CSP5 in the development of embryonic integument in the honeybee (*Apis mellifera*). *Development Genes and Evolution*,217:189-196.

Manrique V. ,Jones W. A. ,Williams L. H. ,Bernall J. S. 2005. Olfactory responses of *Anaphes iole* (Hymenoptera:Mymaridae) to volatile signals derived from host habitats. *Journal of Insect Behavior*, 18:89-104.

Matsuo T. ,Sugaya S. ,Yasukawa J. ,Aigaki T. ,Fuyama Y. 2007. Odorant-binding proteins OBP57d and OBP57e affect taste perception and host-plant preference in *Drosophila sechellia*. *PLoS Biology*, 5:985-996.

Mattiacci L. ,Dicke M. ,Posthumus M. A. 1995. β-Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,92:2 036-2 040.

McCall P. J. ,Turlings T. C. J. ,Lewis W. J. ,Tumlinson J. H. 1993. Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microplitis croceipes* Cresson (Braconidae: Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior*,6:625-639.

Meiners T. ,Hilker M. 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *Journal of Chemical Ecology*,26:221-232.

Mendel Z. ,Adar K. ,Nestel D. ,Dunkelblum E. 1997. Sex pheromone as a tool for the study of population trends of the predator of a scale insect and for the identification of potential predators for biological control. *IOBC/WPRS Bulletin*,20:231-240.

Mendel Z. ,Assael F. ,Dunkelhlum E. 2004. Kairomonal attraction of predatory bugs (Heteroptera: Anthocoridae) and brown lacewings (Neuroptera: Hemerobiidae) to sex pheromones of *Matsucoccus species* (Hemiptera: Matsucoccidae). *Biological Control*,30:134-140.

Mendel Z. ,Zegelman L. ,Hassner A. ,Ssael F. ,Harel M. ,Tam S. ,Dunkelblum E. 1995. Outdoor attractancy of males *Matsucoccus josephi* (Homoptera: Matsucoccidae) and *Elatophilus hebraicus* (Hemiptera: Anthocoridae) to the synthetic female sex pheromone of *Matsucoccus josephi*. *Journal of Chemical Ecology*,21:331-341.

Miller B. ,Madilao L. L. ,Ralph S. ,Bohlmann J. 2005. Insect-induced conifer defense: White pine weevil and methyl jasmonate induce traumatic resinosis, de novo formed volatile emissions, and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcript in Sitka spruce. *Plant Physiology*,137:369-382.

Mithöfer A. ,Wanner G. ,Boland W. 2005. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. II. Continuous mechanical wounding resembling insect feeding is sufficient to elicit herbivory-related volatile emission. *Plant Physiology*,137:1 160-1 168.

Mori N. ,Alborn H. T. ,Teal P. E. A. ,Tumlinson J. H. 2001. Enzymatic decomposition of elicitors of plant volatiles in *Heliothis virescens* and *Helicoverpa zea*. *Journal of Insect Physiology*,47:749-757.

Mori N. , Yoshinaga N. , Sawada Y. , Fukui M. , Shimoda M. , Fujisaki K. , Nishida R. , Kuwahara Y. 2003. Identification of volicitin-related compounds from the regurgitant of lepidopteran caterpillars. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 67: 1 168-1 171.

Neveu N. , Grandgirard J. , Nenon J. P. , Cortesero A. M. 2002. Systemic release of herbivore-induced plant volatiles by turnips infested by concealed root-feeding larvae *Delia radicum* L. *Journal of Chemical Ecology*, 28: 1 717-1 732.

Nordlund D. A. , Strand M. R. , Lewis W. J. , Vinson S. B. 1987. Role of kairomones from host accessory gland secretion in host recognition by *Telenomus remus* and *Trichogramma pretiosum*, with partial characterization. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 44: 37-43.

Ozawa R. , Shiojiri K. , Sabelis M. W. , Arimura G. I. , Nishioka T. , Takabayashi J. 2004. Corn plants treated with jasmonic acid attract more specialist parasitoids, thereby increasing parasitization of the common armyworm. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 1 797-1 808.

Ozawa R. , Arimura, G. , Takabayashi, J. , Shimoda T. , Nishioka T. 2000. Involvement of jasmonate and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. *Plant Cell Physiology*, 41: 391-398.

Paré P. W. , Tumlinson J. H. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology*, 121: 325-331.

Perez-Maluf R. , Kaiser L. 1998. Mating and oviposition experience influence odor learning in *Leptopilina boulardi* (Hymenoptera: Eucoilidae), a parasitoid of *Drosophila*. *Biological Control*, 11: 154-159.

Picaud S. , Brodelius M. , Brodelius P. E. 2005. Expression, purification and characterization of recombinant (*E*) -beta-farnesene synthase from *Artemisia annua*. *Phytochemistry*, 66: 961-967.

Pickett J. A. , Bruce T. J. A. , Chamberlain K. , Hassanali A. , Khan Z. R. , Matthes M. C. , Napier J. A. 2006. Plant volatiles yielding new ways to exploit plant defence//Dicke M. , Takken W. *Chemical Ecology: From Gene to Ecosystem*. Netherlands: Springer, 161-173.

Pohnert G. , Jung V. , Haukioja E. , Lempa K. , Boland W. 1999. New fatty acid amides from regurgitant of lepidopteran (Noctuidae, Geometridae) caterpillars. *Tetrahedron*, 55: 11 275-11 280.

Powell W. , Pennacchio F. , Poppy G. M. , Tremblay E. 1998. Strategies involved in the location of hosts by parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Broconidae: Aphidiinae). *Biological Control*, 11: 104-112.

Price P. W. 1986. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interactions among three trophic levels//Boethel D. J. , Eikenbary R. D. *Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects*. Chichester: Ellis Horwood, 11-13.

Price P. W. , Bouton C. E. , Gross P. , McPheron B. A. , Thompson J. N. , Weis A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant interaction between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecological System*, 11: 41-65.

Prokopy R. J. , Webster R. P. 1978. Oviposition-deterring pheromone of *Rhagoletis pomonellaa* kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. *Journal of Chemical Ecology*, 4: 481-494.

Reddy G. V. P. , Holopainen J. K. , Guerrero A. 2002. Olfactory responses of *Plutella xylostella* natural enemies to host pheromone, larval frass, and green leaf cabbage volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 28: 131-143.

Reymond P. , Weber H. , Damond M. , Farmer E. E. 2000. Differential gene expression in response to

mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *Plant Cell*,12:707-719.

Ro D. K. ,Bohlmann J. 2006. Diterpene resin acid biosynthesis in loblolly pine(*Pinus taeda*):functional characterization of abietadiene/ levopimaradiene synthase(*PtTPS-LAS*)cDNA and subcellular targeting of PtTPS-LAS and abietadienol/ abietadienal oxidase. *Phytochemistry*,67:1 572-1 578.

Röse U. S. R. ,Tumlinson J. H. 2005. Systemic induction of volatile release in cotton:how specific is the signal to herbivory. *Planta*,222:327-335.

Ryan C. A. 2000. The systemin signaling pathway, differential activation of plant defensive genes. *BBA-Proteins and Proteomics*,1 477:112-121.

Sandler B. H. ,Nikonova L. ,Leal W. S. 2000. Sexual attraction in the silkworm moth:structure of the pheromone-binding protein-bombykol complex. *Chemical Biology*,7:143-151.

Schnee C. ,Kllner T. G. ,Held M. ,Turlings T. C. J. ,Gershenzon J. 2006. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defence signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,103:1 129-1 134.

Shiojiri K. ,Kishimoto K. ,Ozawa R. ,Kugimiya S. ,Urashimo S. ,Arimura G. ,Horiuchi J. ,Nishioka T. ,Matsui K. ,Takabayashi J. 2006. Changing green leaf volatile biosynthesis in plants:An approach for improving plant resistance against both herbivores and pathogens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,103:16 672-16 676.

Shulaev V. ,Silverman P. ,Raskin I. 1997. Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*,385:718-721.

Souissi R. ,Nenon J. P. ,Leru B. 1998. Olfactor responses of parasitoid *Apoanagyrus lopezi* to odor of plants, mealybugs,and plant-mealybug complexes. *Journal of Chemical Ecology*,24:37-48.

Spiteller D. ,Boland W. 2003. *N*-(17-Acyloxy-acyl)-glutamines:novel surfactants from oral secretions of lepidopteran larvae. *Journal of Organic Chemistry*,68:8 743-8 749.

Spiteller D. ,Dettner K. ,Boland W. 2000. Gut bacteria may be involved in interactions between plants, herbivores and their predators:Microbial biosynthesis of *N*-acylglutamine surfactants as elicitors of plant volatiles. *Biological Chemistry*,381:755-762.

Steele C. L. ,Katoh S. ,Bohlmann J. ,Croteau R. 1998. Regulation of oleoresinosis in grand fir(*Abies grandis*). Differential transcriptional control of monoterpene,sesquiterpene and diterpene synthase genes in response to wounding. *Plant Physiology*,116:1 497-1 504.

Steidle J. L. M. ,van Loon J. J. A. 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods:testing a concept. *Entomologia Experimentalis et Applicata*,108:133-148.

Steinberg S. ,Dicke M. ,Vet L. E. M. 1993. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Chemical Ecology*,19:47-59.

Strand M. R. ,Vinson S. B. 1982. Stimulation of oviposition and successful rearing of *Telenomus heliothidis*(Hymenoptera:Scelionidae)on nonhosts by use of a host-recognition kairomone. *Entonophaga*,27:365-370.

Takabayashi J. ,Takahashi S. ,Dicke M. ,Posthumus M. A. 1995. Developmental stage of herbivore *Pseudoletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *Journal of Chemical Ecology*,21:273-287.

Tamaki Y. 1997. Chemistry of the test cover//Ben-Dov Y. ,Hodgson C. J. *Soft scale insects:their biolo-*

gy, natural enemies and control. New York: Elseiver Amsterdam-Lausanne, 55-72.

Thaler J. S. 1999. Jasmonate-inducible plant defenses cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 399:686-689.

Tinzaara W., Gold C. S., Dicke M., Huis A. V. 2005. Olfactory responses of banana weevil predators to volatiles from banana pseudostem tissue and synthetic pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 1 537-1 553.

Truitt C. L., Wei H. X., Parè P. W. 2004. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. *Plant Cell*, 16:523- 532.

Turlings T. C. J., Alborn H. T., Loughrin J. H., Tumlinson J. H. 2000. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: isolation and bioactivity. *Journal of Chemical Ecology*, 26:189-202.

Turlings T. C. J., Tumlinson J. H., Lewis W. J. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250:1 251-1 253.

Turlings T. C. J., McCall P. J., Alborn H. T., Tumlinson J. H. 1993. An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. *Journal of Chemical Ecology*, 19:411-425.

van Poeke R. M. P., Dicke M. 2002. Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana*: involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway. *Journal of Experimental Botany*, 53:1 793-1 799.

van Poeke R. M. P., Posthumus M. A., Dicke M. 2001. Herbivore induced volatile production by *Arabidopsis thaliana* leads to attraction of the parasitoid *Cotesia rubecula*: chemical, behavioural, and gene expression analysis. *Journal of Chemical Ecology*, 27:1 911-1 928.

Venzon M., Janssen A., Sabelis M. W. 1999. Attraction of a generalist predator towards herbivore-infested plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93:305-314.

Vernède R., Pak G. A. 1994. Olfactory preferences of *Cotesia glomerata* (L.) (Hym., Braconidae) to volatiles from the plant host complex in a flight tunnel. *Journal of Applied Entomology*, 117:278-286.

Vet L. E. M., Dicke D. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review Entomology*, 37:141-172.

Visser J. H. 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 121-144.

Vogt R. G., Riddiford L. M. 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 293: 161-163.

Wäcker F. L. 1994. The effect of food-deprivation on the innate visual and olfactory preference in the parasitoid *Cotesia rubecula*. *Journal of Insect Behavior*, 40:641-649.

Watanabe H., Tabunoki H., Miura N., Sato R., Ando T. 2007. Analysis of odorant-binding proteins in antennae of a geometrid species, *Ascotis selenaria* cretacea, which produces lepidopteran Type II sex pheromone components. *Invertebrate Neuroscience*, 7:109-118.

Wei J. N., Zhu J., Kang L. 2006. Volatiles released from bean plants in response to agromyzid files. *Planta*, 224:279-287.

Weissbecker B., Van Loon J. J. A., Posthumus M. A., Bouwmeester H. J., Dicke M. 2000. Identification of volatile potato sesquiterpenoids and their olfactory detection by the two-spotted stinkbug *Perillus bioculatus*. *Journal of Chemical Ecology*, 26:1 433-1 445.

Yu H. L. , Zhang Y. J. , Guo Y. Y. , Wu K. M. , Gao X. W. 2008. Field evaluation of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology*, 37: 1 410-1 415.

Zhu J. W. , Park K. C. 2005. Methyl salicylate, a soybean aphid-induced plant volatile attractive to the predator *Coccinella septempunctata*. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 1 733-1 746.

Zhu-Salzman K. , Salzman R. A. , Ahn J. E. , Koiwa, H. 2004. Transcriptional regulation of Sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiology*, 134: 420-431.

动物信息素和行为

李绍文[①]

第 4 章

摘　　要

信息素在动物生殖和种群交流中起重要作用,线虫由神经元感受外界化学信息物的刺激,而硬骨鱼报警信息素是由其皮肤内的棒状细胞合成的,受伤后释放到水中向同类报警。金鱼甾类信息素是雌鱼排入水中微量的甾类激素,在进化中逐步地由暗号演变成信息素信号。小家鼠两性皆能释放性信息素来影响异性或同性的性成熟和性行为。成年雄鼠尿中含有幼年雌鼠青春期促进信息素,而成年雌鼠尿中则含有幼年雌鼠青春期延迟信息素。哺乳动物可以通过性气味信号进行配偶选择,领域的气味标记是许多哺乳动物显著行为之一,它们常用特殊腺体分泌物、尿液和粪便来标记占有的领域。哺乳动物主要由嗅觉系统和犁鼻器嗅觉系统来感知外界信息物,其感觉受体蛋白由庞大的多基因家族编码。昆虫的信息素及其行为已有广泛的介绍,本章综述除昆虫外的无脊椎动物、鱼类、两栖类和爬行动物及哺乳动物等信息素的研究概况。

---

① 北京大学生命科学学院,北京 100871,E-mail:lisw@pku.edu.cn

前言

1959年,德国科学家Butenandt A.和他的合作者经30年的努力,从家蚕中分离和鉴定出了蚕蛾醇(bombykol),证明了性信息素和化学通讯是真实存在的(Butenandt *et al.*,1959)。这个突破性的进展,吸引了许多科学家来研究昆虫性信息素,并取得了非凡的成就。同时也启发和推动了科学家来研究其他动物,包括哺乳动物的信息素,经过数十年的努力,在昆虫外的其他无脊椎动物及鱼类、两栖类爬行动物和哺乳动物的研究中,也都取得了很大进展。如有关线虫信息素的感受机制、金鱼激素信息素的来源和进化、啮齿类性信息素的多样性和脊椎动物信息素的感受机制等。已知气味和嗅觉在鸟类行为中也有重要作用,若切断绿头鸭(*Anas platyrhynchos*)的嗅觉神经,虽然其他行为正常,但其性行为却减少了。而鸟类的视觉和听觉十分发达,在传递信息方面起主要作用,因而,受到研究者的广泛重视,其嗅觉的作用不那么显著,其研究也就被忽视了,至今还没有一个著名的鸟类化学通讯事件报道(Wyatt,2003)。本章主要介绍除昆虫外的无脊椎动物、鱼类、两栖类和爬行动物以及哺乳动物有关信息素及其行为。

一、无脊椎动物信息素

除昆虫外,其他无脊椎动物的种类和数量也很多,也有一些种类的信息素被深入地研究过,如线虫、蜘蛛和蜱类(ticks)等。

1. 线虫

线虫隶属于线虫动物门(Nematoda),其特征是体制两侧对称,三胚层,具有假体腔,体不分节,呈线形或圆柱形。现已记载的线虫有20 000余种,个体都很小,广泛分布于海洋、淡水和土壤中。也有不少线虫是营寄生生活的,有的寄生于动物体内,个体较大,成为动物的寄生虫,如蛔虫(*Ascaris*)和钩虫(*Ancylostoma*)等。寄生于植物的线虫也很多,能给农作物带来损失的就有70余种,重要的有大豆线虫(*Hetrodera glycines*)和小麦线虫(*Angnina tritici*)等。根结线虫(*Meloidogyne* spp.)能侵染3 000多种植物的根,特别是棉花、番茄和咖啡树的根部,使其生节,每年都给农作物带来巨大损失。马铃薯根渗出物刺激了马铃薯金线虫(*Globodera rostochiensis*)初孵幼虫的运动,帮助其寻找寄主以定位。但这些渗出物对在土壤中活动的该种雄虫并没有影响,因为,雄虫寻找雌虫只被其性信息素吸引。虽然,植物根渗出物通常是吸引线虫的,但有些植物根内的化学物质对寄生线虫有毒或有驱拒作用。从万寿菊根提取的α-三联噻吩,被光活化后的产物对线虫有高毒,这种化合物已被用来抑制一些在经济上有重要意义线虫的种群数量(O' Halloran *et al.*,2006)。

(1) *Caenorhabditis elegans* 线虫持续信息素

C. elegans 线虫是土壤中自由生活的种类,呈杆状,雌雄同体,能自体受精。但在生活史的一定阶段有少数雄虫出现,雄虫比雌虫小,此时则行异体受精。它们以

各种细菌和有机体的降解物为食，其嗅觉灵敏，能够察觉水溶性和挥发性化学物质的存在，能被 CO_2、无机物和某些氨基酸所吸引。近 30 多年来，对 *C. elegans* 线虫的化学感受系统和行为进行了深入的研究，用激光微束破坏其特定的嗅觉神经细胞，能用来研究线虫各个嗅觉细胞的不同功能。

C. elegans 的幼虫通常要经过四个阶段才能顺序发育为成虫（图 4.1）。但是，当食物欠缺或高温时，它们在第二阶段就变成一个持续幼虫（dauer larve），持续幼虫能安全地度过很长的环境不良时期。当同种个体释放的持续信息素（dauer pheromone）达到高浓度时，它们在第二阶段也会变成持续幼虫。当条件合适时（低的持续信息素浓度和充沛的食物），持续幼虫便恢复发育到第四阶段，进而发育为成虫。幼虫发育的这个开关是由化学感受神经（chemosensory neurons）控制的。

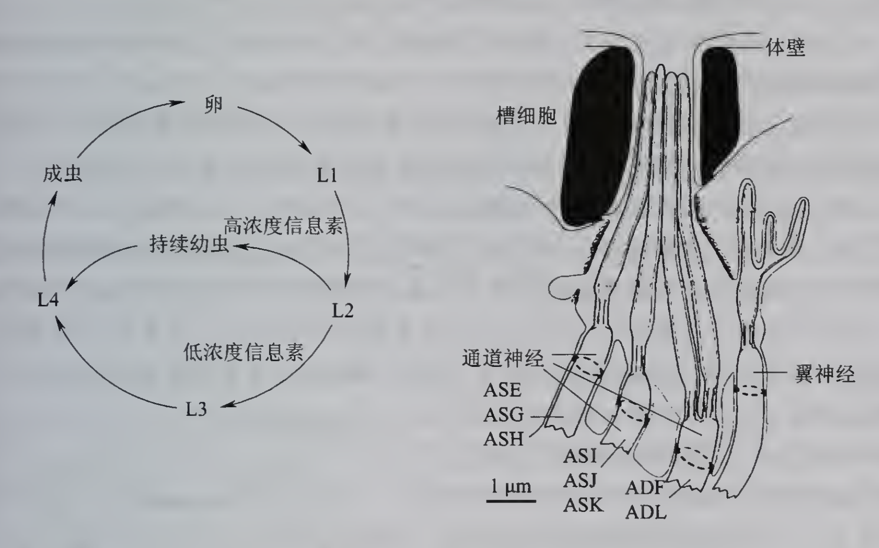


图 4.1　*C. elegans* 生活史（仿 Wyatt，2003）和头感器结构图（仿 O'Halloran *et al.*，2006）

线虫的化学感受神经位于头部两侧的头感器（amphid）和尾部的尾感器（phasmid）内（有些种类没有尾感器）。*C. elegans* 每侧的头感器有 12 个感觉神经细胞。对着头感器孔的有 8 个神经细胞（ASE、ASG、ASH、ASI、ASJ、ASK、ADF 和 ADL），它们的细胞体位于头感器的神经节内，其端突延伸到头感器前端的孔口处，暴露于环境中；而轴突则和神经系统前部的神经环相连。图 4.1 显示有 3 个通道神经（含 8 个神经细胞）、一个翼神经（含 3 个神经细胞）和一个 AFD 神经细胞（图 4.1 中未显示）。

Bargmann 和 Horvitz（1991）在 *C. elegans* 线虫的群体中，发现有化学感受神经异常的突变种，它们的持续幼虫的形成不能被正确地调控。这说明环境引发的持续幼虫的形成，是由化学感受神经细胞调控的。进一步通过激光微束杀死特定的化学感受神经细胞，发现这 8 个化学感受神经细胞的功能是不同的。ASE 感受 Na^+、Cl^-、赖氨酸和生物素等，ASK——赖氨酸趋化性，ASH——触觉回避，

ADL——辛醇回避。ADF、ASG、ASI 和 ASJ 都能感受持续信息素，也能感受 Na^+ 和 Cl^- 等。在线虫孵化 3 h 内，在 8 个细胞中做了许多个不同的杀死组合，如杀死全部化学感受神经细胞，两个线虫都变成了持续幼虫；如杀死除 ASI 外其余所有化学感受神经细胞，两个幼虫都没有变成持续幼虫。若只留下 ASG，两个幼虫有一个变为持续幼虫；若留下 ASJ，两个幼虫也都变成持续幼虫。这些实验显示，ADF 和 ASI 的存在是正常发育所必需的，而它们的消亡是生成持续幼虫的关键因素，若它们两个存在任一个，幼虫发育都可能是正常的。ASG 对幼虫正常发育也有作用，但和 ADF 和 ASI 相比较作用是比较小的。而 ASJ 的作用有些不同，当 ADF、ASI 和 ASG 被杀死后，ASJ 不能阻止持续幼虫的生成，但它能在 1 天内使持续幼虫恢复到正常幼虫。这些研究说明线虫进入或解除持续阶段，是由不同的化学感受神经细胞调控的，持续信息素抑制了这些神经产生正常发育所必需的信号。

线虫依据外部环境的变化来改变自身的行为，这依赖于把外来的信息变为神经系统能解读的信号。在信号联络过程中鸟嘌呤调节蛋白（G 蛋白）起了介导作用。所有的真核细胞都有 G 蛋白，其结构非常保守。它控制着动物的生长发育、代谢和神经等活动，从低等到高等动物的嗅觉辨认都是由 G 蛋白介导的。

G 蛋白由 3 个肽链组成，1 个 α 亚基，1 个 β 亚基和 1 个 γ 亚基。α 亚基缚有 GTP（或被水解为 GDP），β 和 γ 结合为二聚体。只有 βγ 二聚体和 α 亚基解离后，它们各自才能成为一个有功能的单体。当 α 亚基缚有 GDP 时，便和 βγ 亚基联合成一个没有活性的三聚体，并以 α 和 βγ 亚基偶联到受体上。当有化学的或物理的信号刺激了受体，受体被活化并改变了构型。随之，α 亚基的应答反应也产生一个构型变化，降低了和 GDP 的亲和力，于是 GDP 就从 α 亚基的活性位置上离开，而它的位置又很快被 GTP 所替代（图 4.2）。一旦 GTP 被束缚时，α 亚基就和受体及 βγ 亚基解离开来，此时 GTP－α 和 βγ 两个单体都是有活性的，可以和靶效应器，如核苷环化酶或离子通道起作用，于是 G 蛋白就把受体接受的胞外信号传导到细胞内。活性状态持续到 GTP 被 α 亚基内在的 GTP 酶水解，当 GTP 变为 GDP 时 α 亚基和 βγ 亚基又重新联合而成为无活性的三聚体，又回归到受体上。

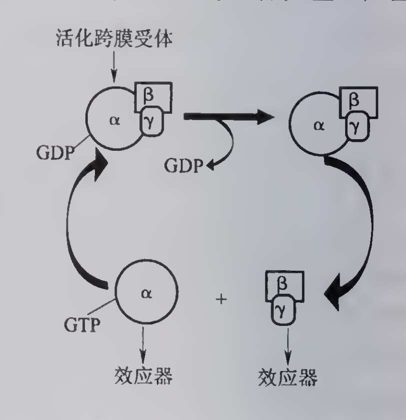


图 4.2　异三聚体 G 蛋白亚基的调控循环
（仿 O'Halloran *et al.*，2006）

在哺乳动物中有 6 个 Gβ 和 12 个 Gγ 基因产物，而在 *C. elegans* 线虫基因组里也鉴定出 2 个 Gβ 基因和 2 个 Gγ 基因。在哺乳动物中，缚有 GDP 的 α 亚基依其氨基酸的相似性而被分为 4 类：$G\alpha_s$、$G\alpha_i$、$G\alpha_q$ 和 $G\alpha_{12}$，每组都有着不同的功能。在 *C. elegans* 所有测定的细胞里都存在 $G\alpha_s$ 和 $G\alpha_i$ 的同系物 *gsa*－1 和 *goa*－1。

*C. elegans*线虫已成为研究信号联络的良好的模式生物，其结果对其他线虫或许对其他动物都有参考价值。

（2）大豆线虫性信息素

大豆线虫（*Hetrodera glycines*）是世界性分布的大豆重要寄生虫。大豆线虫寄生于大豆（或其他豆科植物）根部，被害株生长缓慢，矮小，茎叶变黄，荚小，子粒不饱满，严重时不结实。此时，病株细根上有许多小白点，即为寄生的雌线虫。大豆线虫以包囊在土中越冬。次春孵化后2龄幼虫转入土壤中。此时，大豆发芽，其根部渗出物诱使线虫幼虫到根部定居。已从大豆根渗出物中分离并鉴定出有效的引诱化合物，定名为glycinoeclepin A（Masamune *et al.*，1982）。在根中寄生的线虫经3次蜕皮变为成虫，此时，雌线虫体膨大呈梨形，仍寄生于根部而不能移动。雄线虫体细长，呈线形，便离开了根部而进入土壤中自由生活。雌线虫释放性信息素吸引雄线虫前来交尾，交尾后的雌线虫逐渐成为包囊。

Jaffe和Huettel等经过多年的努力，于1989年分离并鉴定出了大豆线虫的性信息素（Jaffe *et al.*，1989）。他们发现，雄虫触及性信息素时引发了一个特征性的卷曲行为，这是一个极好的生测指标，因为没有生测手段，提取和纯化就无所遵循。把一组（10头）雄虫放入水中，充气令气泡冲洗掉其体上带有的信息素，再将其移入一个玻璃盘中间的凹槽内，其中放有特定的试液，在双筒镜下观察30 s，统计有卷曲行为的头数。用这个指标能迅速地检测各阶段提取物的纯度（活性），使纯化顺利进行。

Huettel等手工从大豆根部摘取了10~12天的雌线虫23 870头，提取出有信息素活性的315 ng的纯化合物，鉴定为香草酸（vanillic acid）。用人工合成的香草酸对照，也能使雄虫产生卷曲行为，和提取的信息素有同样的效果。350 pg的香草酸，能使60%的雄虫产生卷曲反应。若高于自然浓度100倍则会引起雄虫的麻痹（Jaffe *et al.*，1989）。植物或木材降解产物中都含有香草酸，但在土壤中浓度太低，不足以成为大豆线虫的信息素。防治大豆线虫重要的是培育抗性品系，但信息素的研究能为防治这种害虫提供一个新的、安全的策略思路（Agosta，1992）。

（3）松材线虫的扩散行为

松材线虫（*Bursaphelenchus xylophilus*）寄生于松树（*Pinus* spp.），原产于北美，20世纪初被传入日本，1982年我国在南京首次发现，而后就很快扩展蔓延，扩散它的传播媒介昆虫是墨天牛（*Monochamus* spp.）。由于被害植株发病迅速，死亡率高，防治难度大，给我国松林资源带来严重威胁。

松材线虫幼虫有4个龄期，但有繁殖和扩散两个阶段。若食物和条件合适，它就处于繁殖期，由1—4龄再到成虫繁衍增殖，种群迅速扩大。若在2龄时遇到食物贫乏、条件不适时，就蜕皮变为扩散型3龄幼虫，由于体内高含脂类物质，能度过很长的不良时期。扩散型幼虫多聚集在墨天牛蛹室周围。次年墨天牛快羽化时，3龄幼虫蜕皮变为4龄扩散型幼虫，天牛羽化壳尚未硬化时，线虫从气管进入天牛体内。当硬化后的墨天牛飞到新的松树上取食时，线虫又从气孔出来，从天牛咬破的

伤口处侵入松树，蜕皮变成成虫，交尾产卵迅速繁殖，并可在植株内穿移。

现在已知松材线虫扩散型4龄幼虫，进出天牛气孔是由化学信号介导的。墨天牛羽化时产生的CO_2是幼虫进入气管的化学信号物质，而受伤松树散发的β-月桂烯则是幼虫从天牛气管逸出的化学信号物质（成新跃等，2005）。

2．蜘蛛

蜘蛛属于节肢动物门、蛛形纲、蜘蛛目，已记录的蜘蛛有36 000余种。蜘蛛种类繁多，形态多样，其体不分节而分为头胸部和腹部。头胸部有6对附肢，后4对为步足，腹末有纺织突，能拉丝结网。蜘蛛雌雄异体，且多异形，它们往往有特殊的生殖习性。

（1）雄皿蛛避开竞争的策略

岭皿蛛（*Linyphia litigiosa*）分布于北美西北部的山区，Watson仔细研究了这种蜘蛛的生殖习性。在8—9月份繁殖季节，雌蛛结一个圆形的网用于捕食猎物和等候配偶。雄蛛在繁殖季节里到处游荡，当找到一个处女蛛网时，便向前迅速地把大部分网丝聚集成团（15～30 min），而网的支持线仍保留完好，然后便立即同雌蛛交尾。如发现网上是一个已交尾过的雌蛛，雄蛛就不会访问这个网，更不会聚集它的网丝。Watson研究证明，成熟未交尾的雌蛛，在网上黏合有吸引雄蛛的性信息素，首先造访的雄蛛，把网聚集成团以防网上信息素继续挥发而引来竞争者，从而避免了争斗。将有信息素的网丝收起，是这种雄蛛一种很巧妙的竞争策略（Watson，1986）。

（2）绳球蜘蛛的取食行为

有些雌蜘蛛能合成和释放某些蛾类特有的性信息素，以诱捕其雄蛾。这主要是一些绳球蜘蛛（bolas spiders），它们的网已简化成一个有黏性的小球，悬吊在前足的一根丝线上（图4.3）。小球含有雌蛾性信息素，当雄蛾被吸引来时，蜘蛛就收回前足，并在蛾前晃动这个小球，当蛾再靠近时则捕而食之，此时，该蛾很少能够逃脱。每种绳球蜘蛛只诱捕很少几个种的雄蛾。

北美的一种绳球蜘蛛（*Mastophora hutchinsoni*），主要捕食两种夜蛾科昆虫的雄蛾，一种在傍晚活动，另一种在深夜活动，这两种夜蛾的雄蛾，90%以上都被这种蜘蛛捕食了。每种昆虫都有自己特有的性信息素，这种蜘蛛能在同一夜晚捕食这两种昆虫，表明它能合成两种完全不同的引诱物（Wyatt，2003）。

3．蜱螨

蜱螨类属蛛形纲、蜱螨目，有30 000余种，可分为蜱和螨两类，它们广泛分布于各个生境。蜱类头胸腹已完全愈合，体较硬，全为陆栖脊椎动物的外寄生者，以吸食寄主的血液为生。

美洲狗蜱（*Dermacentor vartiabilis*）广泛分布于北美，革蜱属（*Dermacentor*）在中国亦有许多种分布。在各地森林深处行走，常招致蜱类的叮咬，而这种叮咬常常带来严重的传染病，美洲狗蜱传播的是落基山热。蜱类能耐数月的饥饿，吸血后体可增大数倍（图4.4）。蜱类只有找到了稳定的寄主并吸血后，两性才开始生殖活动。



图 4.3　绳球蜘蛛(*M. hisccata*)
(仿 Wyatt,2003)

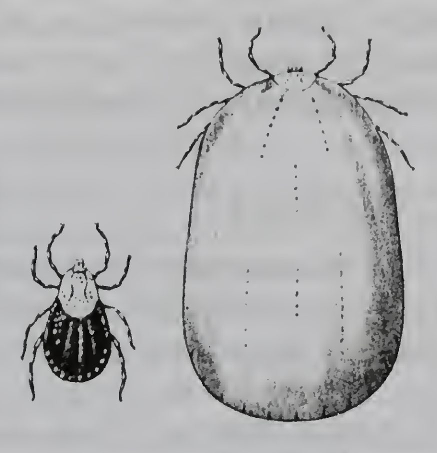


图 4.4　吸血前后的狗蜱

美洲狗蜱在生殖期,雌蜱用 3 种性信息素吸引雄蜱前来交尾(Agosta,1992)。第一种是吸引信息素(attractant pheromone),已鉴定出美洲狗蜱和其他一些蜱吸引信息素成分都是 2,6 - 二氯酚,这是很普通的一种化合物,以脂溶状态被分泌到体表,并缓慢地扩散到大气中,雄蜱感受到它就移动到雌蜱身边。当雄蜱和雌蜱接触时,遇到了第二种信息素——爬跨信息素(mounting pheromone),它是存在于雌体体表的一种油脂化合物胆甾醇油酸(cholesteryl oleate)。这种化合物大量存在于哺乳动物的血液中,雌蜱吸血时将其吸入体内,约 1/10 被分布到体表,它的相对分子质量较大,是非挥发性的。爬跨信息素令雄蜱兴奋起来,快速在雌蜱体上移动探查。当雄蜱探查到雌蜱生殖孔附近时遇到了第三种信息素——交配信息素(copulatory pheromone),引发了交配行为。交配信息素是含有 12、14、18 和 20 个碳原子脂肪酸的混合物,它们是在雌蜱生殖道里合成的,后移到生殖孔附近。人工合成的这几种脂肪酸的混合物,也能诱发雄蜱的交配行为。

鉴定交配信息素的难度很大,因为需要有中性的雌蜱,否则生测就无法进行。科学家用外科手术方法,从雌蜱生殖孔移走子宫和生殖道,这样的雌蜱就不能合成交配信息素了。再用溶剂冲洗掉体上残留的信息素,它就成为一个中性雌蜱,再把它放在兔体上令其吸血,其体表又可有胆甾醇油酸分布,此时就可测试液中是否含有交配信息素。如果引发了雄蜱的交配行为,就证明有交配信息素存在。

吸引信息素和爬跨信息素都没有种属特异性,用这些相同的信息素,雄蜱能接近和爬跨其他种的雌蜱。然而,雄蜱只和同种的雌蜱交配,可能在其他种雌蜱身上找不到必需的交配信号,而不能和它们交配。于是交配信息素就成了蜱类特有的种间隔离机制,隔离至少还有另一种浓度机制。*D. andersoni* 和美洲狗蜱是相近的两个种,分布区也是重叠的,但两个种并不互交,也没有发现杂种出现。分析两个种的交配信息素,都含有很类似的脂肪酸混合物,在组成上也仅有很小的差别,两

个种雄蜱也都能对这种相同的混合物起反应。但是在交配信息的含量上两个种有显著差异。美洲狗蜱每头雌蜱仅含 25 ng 信息素，而 *D. andersoni* 每头雌蜱含信息素高达 297 ng，相差近 12 倍。也许 *D. andersoni* 侦察不到美洲狗蜱低水平的信息素，故不能引发交配行为，这种敏感性差异或许是这两个种生殖隔离的另一种机制（Agosta，1992）。

二、鱼类信息素

鱼是脊椎动物最繁盛的一支，已记录有 24 000 余种，它们皆生活在水中，广泛分布于各个淡水水域和海洋中。鱼类按骨骼性质，可分为软骨鱼和硬骨鱼两大类群，但现存的鱼 90% 以上属于硬骨鱼类。硬骨鱼的骨骼皆为硬骨，体被圆鳞或硬鳞，卵生，体外受精。

鱼类的繁殖、集群行为、组对和排卵等都受化学信号的调控，避开敌害也和化学信号有关。但是，由于鱼类生活在水中，故其信息素的分离鉴定、活性测定、观察和试验等都有相当难度。和昆虫相比，其研究的深度和广度都是不够的，只是有关鲦鱼的报警信息素和金鱼的性信息素方面的研究比较深入。

1. 报警信息素和惊恐反应

早在 1938 年，Karl von Frisch 就观察到，若将鲦鱼尾部切开一口，再将其放入水中时，引起了同种的其他个体的惊恐和逃离。随后的许多研究表明，这是由被伤害的鱼产生的报警信息素（alarm pheromone）引起的。现已知有数千种硬骨鱼受到伤害后都能产生报警信息素，只有少数如鲇鱼、Pencifish 和具发电器官的硬骨鱼缺少这种行为（Smith，1999）。

欧洲鲦鱼（*Phoxinus phoxinus*）是欧洲淡水水域分布很广的杂食性小鱼，是鱼类报警信息素研究得最多的一种鱼。鲦鱼和其他硬骨鱼的皮肤里，含有一种特殊的棒状细胞（club cells），内含有报警信息素，它没有向外的开口，故平时不能向外释放，只有当皮肤受到伤害后才能将信息素释放出来。Viscontini 等从鲦鱼的皮肤中提取出活性物质，除尽杂质和蛋白质后，纯净物鉴定为次黄嘌呤－3－氧化物（hypoxanthine－3（*N*）－oxide，H3O）（图 4.5），它在水中不很稳定，能缓慢地降解成其他物质，这对信息素化合物是很适宜的，因而不会在特定的环境里令报警信息素累积起来。提取出的报警信息素都有类似的结构，其氮氧结构是必需的功能团（Agosta，1992；Smith，1999）。

O H N N N N⁺ O⁻

图 4.5　次黄嘌呤－3－氧化物的结构

北美鲦鱼(*Primiphales promelas*)一个棒状细胞含有的报警信息素,能造成一个含 80 L 水的活性空间。皮肤 1 cm^2 提取物能活化 58 000 L 水(相当于 4 m^3 的水箱)。在流动的水里,只有在信息素的下水道游动的鱼,才能感受到信息素的刺激。鲦鱼头部两侧各有一突起的脊,其内为嗅觉室,含大量嗅觉细胞,水从前孔进后孔出,水流经嗅觉细胞,报警信息素即能和受体结合而被感知。

由报警信息素引起的惊恐反应(fright reaction),典型表现是集群(shoaling)和躲避(shelter)。集群行为对个体是有利的,因为它降低(或稀释)了危险。依据自私集群(selfish herd)效应理论,在集群中心的个体比边缘的危险性要低。许多硬骨鱼都能被同种的或异种的皮肤提取物所刺激,而表现出惊恐反应。呈现惊恐反应的鱼,也能被其他鱼以视觉方式感知并引起反应。在同一栖息地里,有相同的捕食者,被捕食的鱼能感受任一其他鱼种产生的报警信息素。

鱼类对报警信息素的惊恐反应是先天性的,但后天的学习也有作用。当感受到信息素时,鱼也能把捕食者的气味和视觉信号同危险联系起来,因而,捕食者的这些刺激也能引起被捕食鱼的惊恐反应。在捕食者存在的条件下,这个学习过程是很快的,几天就可完成。通常惊恐反应在实验室养鱼池里比野外水域表现得要强烈。

狗鱼(*Esox lucius*)是鲦鱼的捕食者,狗鱼体内及其排泄物(粪便)里也含有报警信息素,于是,鲦鱼和其他被捕食鱼能根据这条线索,避开在高危区域活动。在一个区域里调查中发现,鲦鱼有 16% 的个体曾被捕食而又存活下来,这是个很高的数字。从伤口看,它们必定释放过信息素。如果释放报警信息素能增加被捕食鱼逃脱的机会,那么,释放对信息素释放者来说就是有利的。的确,被狗鱼捕食的鲦鱼释放的信息素,吸引了另一只狗鱼前来。它的到来干扰了第一只狗鱼的捕食行为,从而增加了已被捕食鱼的逃脱机会。鲤科有些雄鱼在繁殖季节体内雄激素水平升高,同时失去了产生报警信息素的细胞,这可能避免了诱发错误的报警,也可减少被捕食者发现的机会(Wyatt,2003)。

2. 金鱼激素信息素(hormonal pheromones)

硬骨鱼类皆体外受精,人们早就推测其性信息素的存在,但由于在水环境中信息素成分的分离提纯和活性测定都很困难,直到 1987 年,Dulka 和 Stacey 等才从金鱼(*Carassius auratus*)体中分离和纯化出金鱼甾类信息素(Dulka *et al*.,1987)。此后,Stacey 等对金鱼性信息素进行了多方面的研究,至今已对其组成、化学结构、雌鱼释放的细节,以及雄鱼对该信息素的侦察途径、引起的生理和行为反应等都有了较多的了解,金鱼也是有关引物信息素(primer pheromone)研究深入的一个事例。另一个研究得较完整的引物信息素事例是蜜蜂蜂王信息素(queen pheromone),它有 9 种组分,是一种多功能的信息素。蜂王信息素吸引了工蜂的伺随行为,并抑制了工蜂卵巢发育和其建造王台的欲望,后者是一个长期的生理效应(Keeling *et al*.,2003)。

金鱼是鲤科的一种观赏鱼,易于饲育和观察。鲤科的鱼都不营巢和照料后代。

雌鱼排卵后并不立即产出,而在输卵管里保持数小时,此时便是成熟的鱼并准备产卵。有一组雄鱼追逐和撞碰雌鱼,而使雌雄鱼同步产卵和排精于水中,卵受精后落入水草中孵化成小鱼。金鱼的排卵受光照和黑暗循环及温度的调控,这些在实验室是可以控制的,因而金鱼是性信息素研究(雌鱼的释放和雄鱼的感受与反应)的适宜材料。完成卵黄发生的金鱼,在20℃并有水草的条件下,一天之内即能自发排卵,这对研究它们排卵前后释放的信息素是很有利的。

(1) 排卵前的甾类信息素

Dulka 和 Stacey 等把饲养在14℃,光期16 L:8 D黑暗条件下,6条已完成卵黄发生的雌鱼移到20℃有水草的缸内,光期仍为16 L:8 D。经过22 h,再将6条雌鱼分别单独移入含1 L水的水族箱中饲养,仍给予16 L:8 D光期,并把16 h光照期又分为4个区段(每4 h为1个区段),定时取样测定水中信息素含量。有3条雌鱼在第3区段排卵了。水样测定发现,在排卵前的第1和第2区段里,雌鱼释放了大量甾类物质,其高峰在第1区段,有2条鱼含量达到了140 pg/mL,另一条为80 pg/mL。没有排卵的3条鱼含量很低,仅10 pg/mL左右。甾类物质主要是17α,20β - 二羟娠烷酮(17α,20β - dihydroxy - 4 - pregnen - 3 - one,17,20P)(图4.6)。

图4.6　17,20P 和 $PGF_{2\alpha}$ 的化学结构

Dulka 和 Stacey 等把17,20P注入雄鱼体内,研究它对雄鱼精巢发育的影响,偶然发现水中微量的17,20P诱发了雄鱼精白(精巢)的增大,表明雄鱼嗅觉系统能侦察到水中的17,20P,证明17,20P确有信息素作用。在脊椎动物中,外界信号能刺激脑下垂体产生促性腺激素(gonadotropin,GtH),并将其释放到血液中,和精巢特殊受体结合后诱使精巢发育。

为验证17,20P信息素作用,将性成熟的雄鱼麻醉,一组用手术方法除去垂体,另一组只做假手术,第三组为正常对照。手术后第3天,取样检查精白的量。假定精白相对密度是1.0,就可以 μL 计算,测得的数量即为原始量(5 ~ 15 μL)。然后把0.1 mL 17,20P乙醇溶液(约10 μg)加到水箱中,其质量浓度接近150 pg/mL,相当于雌鱼排卵时释放到水中的浓度。次日,在加试液后12 h,将鱼麻醉解剖,称重精白,并和加液前的原始量相比较。切除垂体的精白几乎没有增加,而假手术和正常对照的增加到50 ~ 80 μL。证明了水载的17,20P诱导了精白的大量增加。

试验还表明 17,20P 对精白增重的诱导有一个滞后期,加入 17,20P 后 3 h 测定,精白含量并没有增加,6 h 测定精白才大量增加(Dulka *et al.*,1987)。

雌鱼在排卵前数小时,血液中甾类激素含量大量增加,促进了卵的最后成熟。接着将部分甾类激素如 17,20P 等作为性信息素经过鳃膜和尿释放到水中,雄鱼嗅觉器官(位于头部两侧)侦察到它,将信号传递到脑,刺激垂体分泌促性腺激素,使精白发育,体积增大。因雄鱼感受 17,20P 后,要滞后数小时精白才增大,这就使精子和卵子成熟同步。

后来许多深入的研究证明甾类信息素是混合物,除 17,20P 外,还分离鉴定出 21 碳的卵母细胞成熟诱导醇(MIS)、17,20P 的异构物 17,20P - 20S、雄烯二酮(AD)和 19 碳的雄激素和雌激素的前体物等。但是,17,20P 是其主要成分,单独或同其他成分混合,都能诱导雄鱼的反应(内分泌和性腺)。17,20P 和 AD 可能同时透过鳃膜被释放出来。AD 可能是甾类混合物的抑制成分,非产卵雌鱼释放的大量 AD,抑制了雄鱼对低浓度 17,20P 的反应。目前对它们之间功能细节还不是很清楚(Sorensen and Stacey,1999)。17,20P - 20S 是独立的信息素,但作用比较小,对其具体功能还不十分清楚。它和 17,20P 同时被释放出来,但释放途径主要是尿,也辅以鳃释放。

(2) 排卵后的前列腺信息素

当雌鱼把卵排入输卵管时,性行为就活跃起来,吸引雄鱼前来追逐碰撞。此时,雌鱼体内前列腺素(prostaglandin,PG)浓度极大提高,可达平时的 100 倍。前列腺素是脂肪族激素,在各类动物中广泛存在,有多种生理功能。PG 作为雌鱼内源激素和产卵繁殖有关。在雌鱼排卵后的水中也含有少量 PG。雌鱼可能在 PG 传送了激素信号后,很快就把它释放到了水中,作为一种信息物吸引雄鱼前来。Stacey 等发现雄鱼嗅觉神经对 PG 的反应是很灵敏的,很低的含量(35 pg/mL)就可被其侦察到,并开始接近雌鱼追逐碰撞。

PG 也是混合物,主要成分是前列腺素 $F_{2\alpha}$(prostaglandin $F_{2\alpha}$,$PGF_{2\alpha}$)和 15 - 酮 - $PGF_{2\alpha}$(图 4.6),它们分别和两种不同的嗅觉受体结合。$PGF_{2\alpha}$ 由尿和鳃释放出来,而 15 - 酮 - $PGF_{2\alpha}$ 主要由尿排出(Sorensen and Stacey,1999)。两者虽和不同受体结合,但没有证据表明它们的生理功能有所不同,而两者的混合对其生理功能是重要的。

由于雌鱼在排卵前释放的甾类信息素,使得雌雄鱼的卵子和精子发育成熟同步,而雌鱼在排卵后释放的前列腺素,吸引雄鱼前来追逐碰撞,又使雌雄鱼产卵和排精同步。由于有了这两种信息素的协调,金鱼就能正常和顺利地进行繁殖了。

(3) 激素信息素的进化

激素信息素的起源和进化,涉及遗传、生理生化、行为和生态等各个方面,十分复杂,而且,目前对这方面的知识还有不少欠缺,故在这里只能提供一个概念性框架,进行一些初步的和理论上的探讨。

激素信息素的起源和进化是由内部因素和外部因素所决定的。内部因素主要

是种内的相互关系，涉及激素供者(donor)释放的速率和模式，激素产物被受者(receiver)察觉的敏感性和特异性等。内部因素是主要的，它直接同激素信息素的起源和进化有关。外部因素指异种的和气候及环境等非生物因素的影响。虽然，外部因素对信息素的功能并不是必需的，但可能对调节已存在的功能有重要作用。激素本是动物体内特殊的器官组织或腺体直接分泌到血液中的微量化合物，被血液循环运送到特定部位，引发了特定的激动效应。

雌鱼体内的甾类激素被释放到水中，这类激素的受体位于体内的性腺或其他组织，因而雄鱼的嗅觉神经不能侦察(spying)和感受它，也即它不能引起雄鱼的反应。然而，当雄鱼嗅觉神经受体产生了突变，便能侦察到这些甾类信息素的存在，于是这些激素产物便成为雌鱼存在的一种暗号(cues)。雄鱼捕捉到这个暗号对自身的繁殖是有利的。随着进化，嗅觉神经受体增强了对激素暗号侦察的敏感性。但是，如果只对受者有利，而没有机制使受者的反应对供者也有利，那么，这种状态就会继续下去，暗号就不会变成信号，侦察也不会变为通讯(communication)。在有些情况下，由于释放的信息素暗号增强了供者和受者的亲密接触行为，从而改善了供者的繁殖条件，此时，就不只是对受者有利了。在进化中，供者也逐步优化了信息素的产生和释放。通讯涉及供者和受者双方的协同进化(co-evolution)，在选择压力下，侦察暗号变成了通讯信号，侦察转变为通讯。Sorensen 和 Stacey 用示意图解(图 4.7)，扼要表明了激素信息素的进化关系(Sorensen and Stacey，1999)。

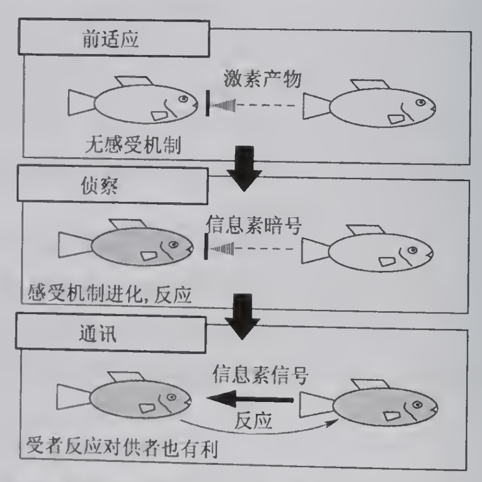


图 4.7　金鱼从侦察暗号到通讯信号进化示意图(仿 Sorensen and Stacey，1999)

三、两栖类、爬行动物信息素

两栖类是动物从水生到陆生的过渡类群，种类很多，它们还不能完全脱离水环境，在生物进化史上，两栖类占有重要位置。爬行类则完全摆脱了对水环境的依赖，在中生代曾盛极一时，现存种类也不少。关于两栖类、爬行动物的化学通讯，至

今知道的并不多，仅有对蛙、蝾螈和蛇等的一些研究报道。

1. 两栖类动物

两栖类动物主要可分为有尾目和无尾目两类，前者终生栖息于水中；后者成体营水陆两栖生活，但其生殖期和幼体（蝌蚪）必须生活在水中。

（1）有尾类（Urodela）

有尾类有大鲵、小鲵和蝾螈等，全都生活于水中。

北美的无颊无肺螈（*Plethodon jordani*）是有领地行为的蝾螈，当一对求偶的无颊无肺螈在一起时，雄螈调头对着雌螈，用下颌求偶腺（颊腺）触及雌螈鼻孔，雌螈也抬高了头，接受触及。通过这个典型动作，雄螈把求偶信息素传递给了雌螈，雌螈由犁鼻器感知了这个信息，并影响了其生殖行为。

求偶信息素（courtship pheromone）是雄螈特殊腺体分泌的，并且直接传递给了一个特定的配偶，它增强了雌螈的感受性（receptivity），改变了其行为，使其易于交配和受精。求偶信息素不同于一般性信息素，后者是在广泛的空间传送，而不是直接传递给一个特定的配偶。在脊椎动物里有关求偶信息素仅知此一例。但在节肢动物中有许多求偶信息素事例，如著名的黑脉金斑蝶（*Danaus plexippus*）婚飞时，雄蝶在雌蝶上方飞行，撒下具求偶信息素的毛撮（hairpencils）到雌蝶触角上，雌蝶感知后便停落下来，并弯曲其腹部准备交尾，其信息素的成分是贮于毛撮中的几种千里光碱毒素的水解产物。

Feldhoff 等在生殖季节里，从 400 余头雌性无颊无肺螈的颊腺中，分离纯化了求偶信息素的活性组分，其为非挥发性和稳定的一种糖蛋白，在电泳上可分出 20 多条带，主要的有两种，相对分子质量分别为 22×10^3（PJ－22）和 10×10^3（PJ－10），两者约占蛋白质总量的 85%。在生测实验中，颊腺整体提取液和 PJ－22 都能增强雌螈的感受性，显著地降低了一对蝾螈的求偶时间（Feldhoff *et al.*，1999）。

（2）无尾类（Anura）

无尾类的成体是蟾蜍和蛙，幼体皆为蝌蚪，有关无尾类信息素至今只见两例报道。

大蟾蜍（*Bufo bufo*）的蝌蚪，当受伤后再回到同伴的水中时，引起同伴产生惊恐反应（fright reaction），这是由报警信息素引起的，如同许多硬骨鱼如鲦鱼（*Phoxinus*）的惊恐反应。但是，在其他种类的蟾蜍和蛙的蝌蚪中，都没有发现有这种惊恐反应（Agosta，1992）。

华丽树蛙（雨滨蛙，*Litoria splendida*）雄蛙靠近头部的皮肤腺，能分泌多种有生物活性的多肽，许多有抗微生物活性。其中一种由 25 个氨基酸残基组成的水溶性多肽有性信息素活性，但无抗微生物活性，在 1 m 左右距离能吸引雌蛙前来。它被命名为华丽树蛙信息素（splendipherin），其氨基酸顺序为"GLVSSIGKALGGLLADVVKSKGQPA－OH"，它有种属特异性，对同种的雄蛙及同属绿雨滨蛙（*L. caerulea*）的两性皆没有吸引力（Wabnitz *et al.*，1999）。

2. 爬行动物

爬行动物主要是龟鳖目和有鳞目,后者包括蜥蜴和蛇。有关爬行动物信息素的资料主要来自于蛇类的研究。蛇的舌头细长而分叉,俗称"信子",人们都会见过蛇有节奏地吐吞信子,这是它们通过舌来收集大气和环境中化学信息物的行为。蛇有一对犁鼻器盲囊,开口于口腔的顶壁,和鼻腔无关联。蛇的舌头缩回口腔时,分叉的舌进入2个犁鼻器开口内,携带的信息物和嗅觉上皮的受体蛋白结合,引发了嗅觉信号并传向副嗅球而被感知。

红边花蛇(*Thamnophis sirtalis*)是一种无毒蛇,分布于北美北部,在漫长的冬季里,它们成千上万条栖息在一个洞穴里越冬。春天到来,雄蛇比雌蛇早几周复苏出洞,有上千条雄蛇在洞口附近游动以待雌蛇出洞。雌蛇个体比雄蛇大,它们单独或小群出洞,一出洞等在附近的雄蛇便一拥而上,少则几十条,多则上百条,和雌蛇一起折腾翻滚,形成一个大的交配团。当一头雄蛇由舌－犁鼻器感知雌蛇背部的信息素时,便用其颏压在雌蛇背部,并很快从前到后移动,这被称为颏抚摩(chin rubbing),是这种蛇特有的交配前行为。随后它们身体并合在一起,开始交配。交配后雄蛇留给雌蛇一个信息素,使其对其他雄蛇不再有吸引力。求偶失败的雄蛇便离开了交配团而去等待下个出洞的雌蛇。

红边花蛇皮肤里是没有腺体的,雌蛇背部的信息素是哪里来的呢?经Crews等多年研究结果表明,这种信息素是由血液运送来的,透过鳞片之间的皮肤到达了背部,其成分是一种脂质混合物,含29~37个碳原子,有一个羟基,其中有些含有一个双键。含双键的比不含双键的有更大的活性(使雄蛇产生颏抚摩反应)。推测这些脂质化合物可能是由血液中的卵黄蛋白运载而来的(Agosta,1992)。

四、哺乳动物信息素

哺乳动物有4 000余种,广泛分布于陆地和海洋,其主要特点是哺乳和照料后代。它们有着恒定的体温和发达的大脑,是动物界最高等的类群。哺乳动物的视觉和听觉十分发达,能体察外部环境的细微变化,通过大脑整合分析并采取适当的对应策略。嗅觉在其生命活动中的作用,虽不像较低等动物如昆虫和线虫等那样显著和重要,但也广泛存在,也有重要作用,特别是夜间活动的种类更是如此。

和其他动物一样,哺乳动物的性信息素在协调两性的生理和行为活动中有着重要作用。哺乳动物信息素还能传达一些特殊的信息,如个体和家族的识别、领地的标记等。又由于哺乳动物生命周期长,故引物信息素(primer pheromone)在生命活动中有着重要作用。

信息素的化学信号多是小分子化合物或代谢物,亦有大分子如蛋白质。它们可以通过尿液或粪便携带,也可由身体的特殊腺体直接释放。哺乳动物是通过嗅觉器官或鼻中辅助嗅觉器官犁鼻器来侦察和感知化学信号的。

1. 性信息素和性选择

两性个体释放出小分子微量化合物,吸引异性来发现自己和选择配偶,或者异

性在感知了这些化合物后，能引发一个特定的生理变化，这些化合物均被称为性信息素。或许每种哺乳动物都有自己特定的性信息素，但进行过深入研究的种类还不是很多。小家鼠是研究得最为深入的一个种，这方面的许多知识来自 Novotny 的实验室。

（1）小家鼠

小家鼠（*Mus musculus*）是普通的和常见的啮齿类动物。早就发现小家鼠的繁殖行为，如青春期、动情期和妊娠期等都受其他小鼠的影响。现已查明雌性和雄性小鼠都能释放性信息素以影响同性或异性个体。

① 雄鼠的青春期促进信息素（puberty-accelerating pheromone）：雄鼠气味对幼年雌鼠的性成熟有明显的影响，接受成年雄鼠气味的幼年雌鼠性成熟大大提前。用小白鼠做实验，不接受雄鼠气味的对照组，雌鼠性成熟（青春期）平均 78.9 d；而接受雄鼠气味的只需 61.4 d，比对照组提前了 7 d（范志勤，1981）。上述实验说明，小鼠尿液气味含有的信号，调节了幼年雌鼠的青春期（开始排卵时期）和性行为。在已受精的雌鼠笼中，放入一只陌生的雄鼠，或其尿液，雌鼠的受精卵便不能正常地植入子宫，即不能正常妊娠。

哺乳动物的尿就像是一个代谢物的集聚池，用气相色谱可分离出上百种不同组分。Novotny 等比较了正常的和阉割的雄鼠尿液中挥发物组分的差异，先后找出了 4 种组分都有青春期促进和动情期诱导活性（小家鼠动情周期为 4～5 天）。

前两种化合物是 2－丁基二氢噻唑（SBT）和 3，4－去氢西松大小蠹素（DHB）。SBT 和 DHB 都能促进青春期发育和诱导动情期同步，它们对雌鼠有吸引作用，但能引起雄鼠相互间的打斗（Novotny *et al.*，1999）。SBT 和 DHB 都有光学异构体 *S* 型和 *R* 型，存在手性分子（chiral molecules），说明哺乳动物化学通讯也有立体结构选择作用，已知对信息素的立体结构选择，在昆虫化学通讯中是广泛存在的。两种构型都能很容易地结合到主要尿蛋白（major urinary protein，MUP）上。在其他动物中并没有发现 SBT，而 DHB 在结构上相当于一种小蠹的性信息素西松大小蠹素（brevicomin），只是少了两个氢，两者之间的关系目前尚不清楚。SBT 和 DHB 出现在正常雄鼠膀胱尿中，阉割的雄鼠，两者浓度极大降低。若用睾丸激素处理阉割雄鼠，DHB 恢复了正常水平，而 SBT 则不能恢复，说明它不受睾丸激素调控。第 3 种化合物是法尼烯，它有 α 型和 β 型异构体，是雄鼠的一个重要化学信息物，占统治地位的雄鼠尿中保持有高水平的法尼烯。它能促进幼年雌鼠的青春期发育。法尼烯来源于雄鼠的包皮腺，和膀胱尿一起被排出。法尼烯是一种普通的天然产物，有些昆虫利用它做信息素，法尼烯焦磷酸是生物合成甾醇的关键性中间产物。另一种活性成分是 6－羟－6－甲基－3－庚酮（6－hydroxy－6－methyl－3－heptanone）。在水中，它同其环状互变体 5，5－二甲基－2－乙基四氢呋喃平衡存在。生测表明它有显著的促进青春期活性。它被鉴定出较晚，因在生测中易被分解为一组人为成分而失去活性。这 4 种成分（图 4.8）对幼年雌鼠都有促进青春期和诱导动情期活性（Novotny *et al.*，1999）。

(*S*)-2-SBT　　(*R*)-2-SBT

(*R*，*R*)-3，4-DHB　　(*S*，*S*)-3，4-DHB

(*E*，*E*)-α-法尼烯　　(*E*)-β-法尼烯

6-羟-6-甲基-3-庚酮　　5，5-二甲基-2-乙基四氢呋喃

图 4.8　雄鼠青春期促进信息素结构

② 雌鼠的青春期延迟信息素(puberty-delay pheromone):若幼年雌鼠生活在没有雄鼠的雌鼠群中时,它的青春期就延迟了。此时,给予雄鼠尿液,幼年雌鼠青春期也不能恢复,说明雌鼠信息素压制了雄鼠信息素。若切除雌鼠的肾上腺,其尿液对幼年雌鼠就没有影响。Novotny 等比较了切除肾上腺的和正常的雌鼠尿液的挥发性组分,从正常的雌鼠尿中鉴定出 6 种组分是切除肾上腺的所没有的。6 种都是比较简单的小分子化合物(图 4.9),1 种是2,5 - 二甲基吡嗪,另外 5 种是 7 碳脂质化合物的酮或乙酸酯。把这 6 种化合物以合适浓度加到切除肾上腺的雌鼠尿液中时,该尿液就变得和正常雌鼠尿液一样有活性。这 6 种化合物组合到一起,就是雌鼠对雌鼠的抑制动情期和青春期延迟信息素(Agosta,1992)。现已证明 2,5 - 二甲基吡嗪是延迟信息素的关键和主要成分(Wyatt,2003)。

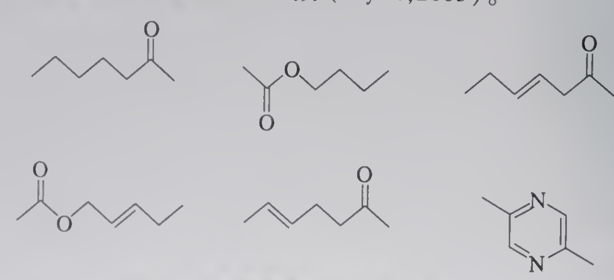


图 4.9　雌鼠青春期延迟信息素结构

（2）亚洲象

象是陆地动物中体形最大者，只有亚洲象和非洲象两个种。亚洲象（*Elephas maximus*）分布于亚洲东南部，我国仅迁徙在云南西双版纳地区。亚洲象雌象动情期长达16～18周，而其能育期很短，仅几天，甚至几小时。在动情周期里，其体内血清中激素孕酮（progesterone）和促黄体激素（luteinizing hormone）及尿中信息素的浓度，呈周期而规律性的变化（Hess *et al.*，1983）。

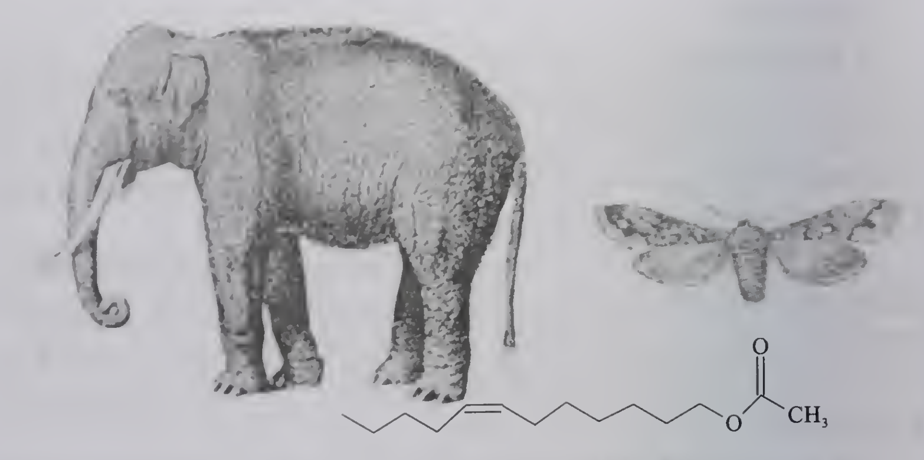
从雌象尿分离鉴定的（*Z*）-7-十二碳烯乙酸酯是雌性对雄性的吸引剂和繁殖时间的化学信号，这一尿信息素在雌象处于黄体期的尿中检测不到，而在接近排卵期时达到高浓度，此时的雌象尿引发了发情雄象的前交配行为。当浓度为1 mol/L时，也能引起野外独居发情象的前交配行为。（*Z*）-7-十二碳烯乙酸酯有*Z*和*E*异构体，但只有*Z*异构体有活性。

雄象有年周期的发情期，呈现特有的狂暴状态（musth），此时，其血清中睾酮（testosterone）浓度升高，从位于耳侧的颞腺（temporal gland）释放出微量的信息化合物，宣布自己处于狂暴状态。其尿中和呼出的气中也含有一些信息物。颞腺开始释放出的信息物是高浓度的2-丁酮，2-丁酮活性期很短，不足1 h。随后，颞腺又释放出一些挥发性化合物，如环己酮、flontalin和2-壬酮等，其活性期为2～6 h。这些信息素引发幼年雄象和非动情期雌象的回避，令处于动情期的雌象察觉到狂暴状态的雄象就在附近，于是发情的雌象选择了狂暴状态的雄象交配（Rasmussen *et al.*，1999）。

有些鳞翅目雌蛾的性信息素也是（*Z*）-7-十二碳烯乙酸酯，两种截然不同的动物，居然利用同一种化合物做自己的性信息素（图4.10），这是很有意思的。这种现象说明，彼此不相干的两种动物，能把同一特异分子独立地进化成为信息素，反映了生物起源的共同性。的确，在多细胞有机体里，基础酶的反应途径是共同的，在动物界各类生物中，大多数的生物分子类型也是相同的。然而，虽共享（*Z*）-7-十二碳烯乙酸酯做性引诱剂，但雄蛾和雄象并不会因共用而被搞糊涂。雄蛾不会被雌象吸引，因雌蛾性信息通常是多组分的，它不会为这单一组分所动。雄象也不会注意雌蛾释放的（*Z*）-7-十二碳烯乙酸酯，其量对于象来说太低了，而且尿中还有其他组分的配合（Wyatt，2003）。

（3）猪和麝

几千年来，猪（*Sus scrofa*）都是最重要的家畜，它是由野猪经饲养驯化而来，其品种很多。在有公猪存在时，发情母猪采取不动姿势，脊柱前凸，腰部下沉，表示允许公猪爬跨和交配。在这个过程中，母猪的视觉、听觉和嗅觉都起了作用，但公猪的气味是特别重要的，它呼出一种有麝香味的气息，含有的性信息素能强烈地吸引发情的母猪。已从这种气味中鉴定出两个相关的甾类化合物雄甾烯醇和雄甾烯酮（图4.11）。这两种化合物都是在睾丸中合成的，大部分转移并储存在唾液腺中，脂肪组织中也有。信息素存在于唾液腺中的现象是很少见的。已将公猪信息素应用于猪的人工授精技术中，已有商品问世，名为公猪交配素（Boar Mate）（Agosta，1992）。



(Z)-7-十二碳烯乙酸酯

图 4.10　亚洲象和蛾及其性信息素

值得一提的是，两种甾类化合物其中一个有令人不愉快的像尿一样的味道，而另一个则没有。由于公猪的脂肪含有这两种化合物，故在烹调的公猪肉里常有一种令人讨厌的味道。

麝(*Moschus moschiferus*)属有蹄类动物，是生活在中国和远东地区的一种小型鹿。雄麝在脐和生殖孔之间有一腺体，能分泌麝香，称为麝香腺，麝香酮(muscome)是其主要成分。雄麝发情期麝香腺特别发达，挥发的香味浓郁，用以吸引雌麝。麝香自古就是一种名贵的香料和药材。灵猫(*Viverra* spp.)其雌性和雄性都有一个囊状腺体和生殖腺相连，也能分泌有特殊麝香味的油状物，其主要成分为灵猫香酮(civertome)，其结构类似麝香酮，也是一种大环烯酮(图 4.11)。灵猫香酮也是一种名贵的香料和药材(李绍文，2001)。

麝香酮

灵猫香酮

雄甾烯酮

图 4.11　麝、灵猫和猪的性信息素结构

(4) 性选择

达尔文用自然选择(natural selection)来解释生物的进化,即通过个体的存活和生殖能力进行适者生存,不适者淘汰的选择。性选择(sexual selection)也是达尔文首先提出来的,并认为性选择是自然选择的一种特殊形式。性选择是一性个体(通常是雄性)在寻求配偶时,通过选择获得了比同性其他个体更具竞争力的特征。通常雄性个体的生殖投资少于雌性个体,这导致了雄性必须为争夺异性而和其他同性个体进行激烈的竞争(尚玉昌,1998)。性选择有多种形式,研究最多的和最重要的是配偶选择(mate selection)。

达尔文指出,在性选择中除视觉和听觉信号外,还应包含化学信号,雄性哺乳动物精制的气味腺"通过性选择就可以理解了,倘若更有气味的雄性在争夺雌性中更为成功,其留下的后代也遗传有它们逐渐完善的腺体和气味"。达尔文还指出,性选择信号如艳丽的色泽和复杂的行为等有许多共同特点,信号的展现仅在一性中,仅在成年个体中,仅在繁殖季节里,并基本上用于交配中。性选择的化学信号也具有这些特点,动物界性选择化学信号的研究已取得了一些令人瞩目的成果,其中也不乏哺乳动物的事例。

哺乳动物的许多种,当雌雄两性个体在求偶期间彼此靠近时,近程信息素对辨认彼此的状态是非常重要的。雌性能利用雄性的气味来辨认其"社会地位"、营养质量、繁殖状况、免疫基因型、遗传亲和性和健康状况等来选择配偶。亚洲象雌象能从雄象的尿液和颞腺溢出的信息素,来判明邻近的是否是一头发育良好并处于发情期的雄象。雌性小家鼠能通过雄鼠尿的气味来选择配偶,它喜欢健康雄鼠的尿液,而厌弃被线虫或原生动物寄生的雄鼠尿液。可能生病小鼠直接或间接地改变了雄激素水平,从而影响了尿的气味。雌性小家鼠也能应用气味信息避免携带有致死等位基因(lethal alleles)的雄鼠做配偶。该致死等位基因叫 t 复合体(t - complex),有很高的多态性,有 15 个隐性 t 等位基因。如果是纯合子(t/t),发育中的胚胎就会全部致死。很多野生小家鼠是杂合子($^{+}/t$)。杂合子($^{+}/t$)雌鼠在选择配偶时,强烈地偏爱纯合子($^{+}/_{+}$),这在其后代中就避开了基因致死效应(Wyatt,2003)。

哺乳动物在配偶选择中,气味的某些重要作用是同免疫系统的主要组织相容性复合体(major histocompatibility complex,MHC)基因相联系的。MHC 基因编码的蛋白质被携带到细胞的表面,它能指示该细胞的起源和状态。依这些指示,免疫系统就可辨认该细胞是自身的一部分,还是异源的。如果是自身的健康细胞就不去管它,若是异源的或有病的细胞就将其消灭。

小家鼠有两个品系,它们之间除 MHC 基因的 1 个位点(locus)有差异外,其他基因完全相同。在实验中发现,它们总是选择和自己 MHC 基因位点不同的异性做配偶。在这里体味和尿气味的差异起了关键作用,即 MHC 基因差异导致气味的差异。MHC 蛋白分子很大,不大可能是挥发性的。那么,MHC 蛋白如何和气味相联系呢?目前具体的还不很清楚,有多个假说,主要有 MHC 分子假说(MHC

molecular hypothesis）和载体假说（carrier hypothesis）。前者认为尿和汗中 MHC 蛋白分子的片段是有气味的，而后者强调不同的 MHC 蛋白分子运载了不同的挥发性气味分子，包括共生细菌的气味分子（Wyatt，2003）。

两品系小鼠的 MHC 基因各自编码出自己特有的 MHC 蛋白，分析超过 400 个氨基酸残基的一组，发现两者只有 3 个氨基酸残基是不同的。让另一小鼠来辨认时，它能通过尿的气味区别出这两个品系的小鼠。只有 3 个氨基酸残基不同就有了不同的气味。假定气味差异是由单个基因差异引起的，MHC 蛋白结构的微小差异就影响了气味，这必定涉及至今还不清楚的许多化学变化（Agosta，1992）。

2. 领域行为和气味标记

领域可概括定义为一个被保卫的区域（defended areas）。领域常常是一个有食物资源和良好繁殖条件的地域，占有者可用来栖息和吸引异性。依种属的不同，领域可以仅为一头雄性所有，如小羚羊；也可为一个家族所有，如小家鼠；或为一组成员所有，如獾。领域可小到一个巢穴，也可大到数千米，如美洲野牛。领域行为（territorial behavior）是很多哺乳动物显著行为之一，它们常用气味来标记自己的领域（尚玉昌，1998）。通常雄性，特别是居统治地位的雄性，或领域主人比普通成员更倾向标记领域。

（1）领域的气味标记

哺乳动物有着多种腺体，它们常常用其分泌物，或者尿液和粪便来标记自己占有的领域，气味标记常可沿领域“划”出一条线。如非洲的长颈羚（*Litocranius walleri*）用其大的眶前腺（antorbital gland），隔一定距离标记凸出的小枝末端，若将其连接，则呈近圆形的图案（图 4.12）。



图 4.12　雄性长颈羚用眶前腺标记的领域（仿 Wyatt，2003）

气味标记优点之一是信号可以同信号的发送者分离开来，这和其他信号如鸣叫信号是不同的。气味合成花费的能量比较少，但是，气味的标记要花费很多时间，如侏羚（*Ourebia ourebia*）要花费 35% 的时间来做气味标记和相关活动。气味

标记者有时还需要到危险区域去查看和覆盖闯入者的气味标记。如河狸有时要离开安全的水域,到岸上查看外来的气味标记。气味标记还可能被捕食者和寄生者窃见,从而带来危险。

在众多的动物信息中,气味标记是一个可靠的信号。因为气味标记围绕在领域周边,显示出标记主人在同其他个体竞争中是个成功者,才保有这样大的一个领域。标记的气味成分是在内分泌调控下合成的,因而,它反映了标记者的生理状态、"社会地位"以及健康和营养状态等内在条件。

气味标记基本上是领域标记,但在有些种中还有其他功能。如南非的笔尾獴(*Cynictis penicillata*)有十多个成员栖息在一起,领域大多数的标记是由从属的两性成员完成的,而非居统治地位者。这个种的成员都要同周边领域邻居的异性交配,因而,这个领域标记信息可能有广告性质,显示从属成员的身份和性成熟状况等。在非领域的哺乳动物中,有些种也利用气味标记,如北美阿根廷长耳豚鼠(*Dolichotis patagonum*),雄性把尿直接撒在雌性身上,这也有广告性质。

(2)气味标记的意义

尽管气味标记在哺乳动物中广泛存在,但对标记者的确切目的和意义还不是很清楚。已提出很多假说来解释,主要的有3个:气味栅栏假说、气味相合假说和边界维持假说。

① 气味栅栏假说(scent fence hypothesis):气味标记作为一个栅栏或"不得入内"(keep out sign)牌示存在,以阻止特定种属的成年雄性个体进入。欧洲鼹鼠(*Talpa europaea*)雄鼠总是避开其他鼹鼠气味标记的领域(无论是熟悉的还是不熟悉的),或许是因为在有限的洞穴内发生争斗受伤概率高,而且难以逃脱。然而,野外观察发现,几乎所有观察过的种,领域入侵者并不避开标记的区域。

② 气味相合假说(scent matching hypothesis):这个假说认为,闯入者先弄清领域主人在领域上标记的气味,以便遇到对手时辨认其气味是否与标记气味相同,相合表示对手就是领域主人,于是就回避战斗而退却。如果发生争斗,它很可能是失败者,因为主人是领域保卫者,战斗意志更强,而又熟悉情况(尚玉昌,1998)。

气味相合假说有助于解释一些动物的奇异行为。如麋羚(*Alcelaphus buselaphus*)用眶前腺标记领域,同时也把它涂在自己身上,当主人面对闯入者时,站着不动,允许其嗅咬颈肩部体毛来考察,以表明自己就是领域主人。在一个大的小家鼠群里,居统治地位的雄鼠也容忍居从属地位的雄鼠存在。领域内的一切都用尿来标记,居统治地位的雄鼠在显著地方标记。当闯入者比较了对手的气味和领域标记的气味,如果两者是相同的,闯入者就退却了,这个结果是可以预想的。若是闯入者评估的是气味的内在特征,气味是否相合就不重要了,实验结果也是不能预想的。

北美河狸(*Castor conadensis*)栖息在北美,一个家族共同生活在池塘河边的一个巢穴里(同属的河狸 *C. fiber* 生活在我国新疆东北部和欧洲地区)。北美河狸家族成员用肛腺和两种气味腺分泌物标记岸线的泥堆。不同个体肛腺分泌物是不同

的，但一个家族的成员有相似组分，故肛腺分泌物可用于亲缘关系的识别。两种气味腺分泌物为河狸香素（castoreum），富含酚类物质，有强烈的气味。河狸能分辨出家族成员的、邻居的和外来的河狸香素的差异。领域主人若发现气味标记不是自己家族成员的，就用自己的分泌物将其掩盖，或者除掉这个外来气味的小土堆，而不是加大自己标记的气味水平。若依气味栅栏假说，它应当去提高标记水平。实验中发现，外来的河狸对肛腺分泌物没有反应；而拒绝了用河狸香素标记的领域。这个结果和气味相合假说是一致的，也证明河狸香素是河狸领域标记的气味成分（Wyatt，2003）。

③ 边界维持假说（border maintenance hypothesis）：把气味标记在领域边界，可看作是邻里之间的一条“所有权界线”（property line），以防止领域主人之间常发生的争斗。有些种的雄性个体优先标记相邻有危险对手的边界。在一个侏羚家族领域里，有一个居统治地位的雄性和几个从属的雄性，它们共同用眶前腺分泌物和排泄物标记领域，用眶前腺标记灌木枝头每小时可达45次之多。和共享边界邻居只有一头雄性的相比，它们更多地标记有多头雄性的边界，后者可能有更大的危险。雄性山羚（*Oreotragus oreotragus*）也更多地标记有竞争的边界，用以警告对面可能的入侵者。

（3）过标记（over marking）

狗闻电杆下另一只狗留下的尿味，然后加上自己的尿液，这可能是人们最熟悉的过标记的例子。有些哺乳动物发现一个陌生的标记，特别是在一个有主人的领域里，主人常常采取这种过标记行为。在一点上加多个气味标记可能有下面3种结果：

① 气味的混合（scent blending）：气味混合可产生出一组气味，这在有巢的社会性昆虫中是常见的。在兔、猫、鼬等中也存在这种现象。

② 各个气味保持独立存在（individual scent remain distinct）：若过标记能使原有气味标记仍保持各自独立存在的话，这就如同一个个体签名簿，或立起的一个化学公告牌，即创造了一个信息中心。在这里每个个体都有自己的广告，在这里也能发现其他个体的存在。已有报道，鬣狗和狮就属这种类型。

③ 气味掩盖（scent masking）：过标记后就将先前的标记气味掩盖起来，如红狐、小家鼠和金仓鼠（*Mesocricetus auratus*）就属于此类型。金仓鼠忽略前期的标记气味，只辨认最新的标记气味（Wyatt，2003）。

3. 信息素的感知

所有动物都能感知外界环境中的化学物质，包括信息素和来自食物和捕食者的化学信息物等，并予以反应。嗅觉系统从空气或水中感知的是气味（odour），而不是味道（taste），后者是由味觉感知的。很多门类动物（从线虫到哺乳类）嗅觉系统的结构和功能都显著相似，其嗅觉神经元（olfactory sensory neuron，OSN）的嗅毛（端突末端）暴露于外界，而轴突直接延伸到脑中。嗅觉神经端突都集中在一个器官里，哺乳动物皆在鼻中。很多哺乳动物有二元的嗅觉神经系统：主要嗅觉系统

(main olfactory system)和犁鼻器嗅觉系统(vomeronasal olfactory system)。

(1) 主要嗅觉系统

嗅觉神经分布在鼻中的嗅觉区域(嗅觉上皮),其表面附有一层黏液,嗅毛浸浴在黏液中。嗅觉神经细胞单个存在,并围以支持细胞。气味分子必须是挥发性的才能进入鼻孔,并进而溶于黏液中,到达嗅毛处。若是疏水性的则要由黏液中的信息素运载蛋白(pheromone-binding proteins)运送到嗅毛处。和其他神经细胞不同的是嗅觉神经生命期较短,能很快地被干细胞(stem cells)更新。

① 气味受体蛋白和特征编码假说:气味分子首先和嗅觉神经细胞膜上的嗅觉受体蛋白(olfactory receptor proteins)结合,活化了也在膜上的 G 蛋白,促发了一个电脉冲,便将信号经轴突传到了脑(图 4.13)。

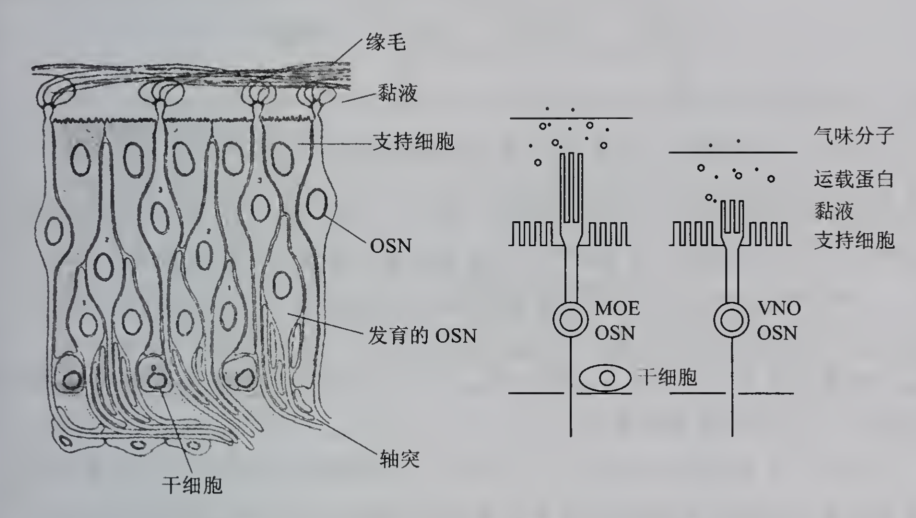


图 4.13 脊椎动物嗅觉上皮结构和气味分子与嗅觉神经结合示意图(仿 Wyatt,2003)

脊椎动物嗅觉受体蛋白由庞大的多基因家族编码,大鼠和小鼠经测定大约有 1 000 个基因,是其基因组的 1%。嗅觉上皮里,任一受体蛋白基因只在 0.1% 的嗅觉神经里表达,这意味着任一嗅觉神经只是一种嗅觉受体蛋白型。然而,任一嗅觉受体可被广泛调整,能和系列特殊的不同气味分子结合,也即任一类型的气味分子能刺激一系列不同的嗅觉受体,这种解释被称为嗅觉系统的气味分子特征编码假说(a hypothesis for coding the molecular features of odours)。可用一个假想的分子来说明,它有尖的和圆的两个末端,因而能和具尖的末端受体结合,也能和具圆的末端受体结合(图 4.14)。

② 嗅觉神经小球和组合编码:一个特定的气味分子特征,如其功能团、电荷、大小和形状等,选择刺激了一个独特的受体,并被组合到独特的嗅觉神经小球(glomeruli)里,即有相同的独特受体蛋白的轴突被组合到同一个嗅觉小球里,给出一个组合编码(combinatorial code)。嗅觉小球的数目和不同生物的嗅觉神经类型相关,大约果蝇有 50 个,蜜蜂有 160 个,大鼠有 1 800 个(Wyatt,2003)。嗅觉小球

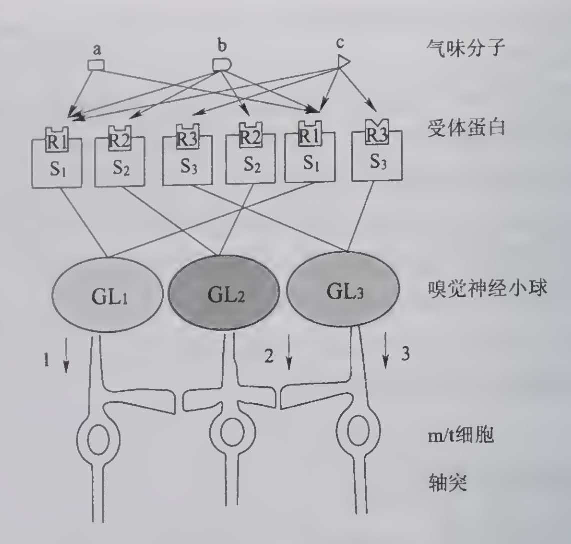


图 4.14　气味分子特征编码假说图解(Wyatt,2003)

与连接它们的神经一起,并合形成嗅球(olfactory bulb)的一部分。小球有相当大的空间来汇集各种神经。嗅觉神经元轴突在这里汇聚并把信号发送给其他神经细胞——僧帽细胞(mitral cell)和簇细胞(tuftes cell)(图 4.14),这些神经细胞互相连接,也同其他神经细胞连接。在这里也进行时间和空间的整合(integration),这可能在嗅觉信息加工方面有关键性作用。而后再把信息传到脑的其他部分,导致行为反应,如运动和释放激素等。

现代分子生物学和电生理研究,都确认了嗅觉神经小球是气味信息感知的功能和解剖单位。荧光染料实验,观察到不同的气味分子引起了不同的嗅觉小球的"发光"(Wyatt,2003)。

(2) 犁鼻器嗅觉系统

多数哺乳动物及两栖类和爬行动物都有二元嗅觉系统,除主要嗅觉上皮(main olfactory epithelium,MOE)外,还有犁鼻器(vomeronasal organ,VNO)。在哺乳动物中,VNO 是一对长形管状物,卧在鼻隔基部(图 4.15)(人类是否有犁鼻器是个有争议的问题,多数人认为没有)。MOE 发送信号到脑中的嗅球,而 VNO 发送信号到位于嗅球后边的副嗅球(accessory olfaction bulb)。依种不同,信息素被 MOE 感知,或被 VNO 感知,或被两者共同感知。VNO 的前末端有一管状开口,啮齿类开口于鼻腔;有蹄类和食肉类开口在鼻腭管,同口和鼻腔相连,以至通过舐吸信息物源,信息物能从口进入 VNO 中而被感知。

北美黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*)有种卷唇闻嗅行为。当雄鹿闻雌鹿尿液时,先用口舐吸一点尿液,再卷缩上唇仰起头,上下左右摇动,接着深吸一口气。这种卷唇反应(lip-curl response)是 Flehmen 于 1930 年第一次描述的,故称 Flehmen 反应。这个动作使信息物由口进入鼻,再由 VNO 感知。经分析鉴定雄鹿感知的是雌

鹿尿中的一种蛋白质,能由此辨别雌鹿的生理状况。许多种有蹄类都有这种卷唇闻嗅现象(图 4.15)。

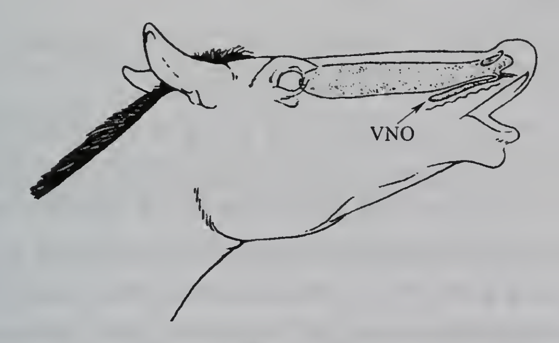


图 4.15　马的卷唇反应(仿 Wyatt,2003)

VNO 只有两个不同的受体蛋白家族:VR1 和 VR2,这和 MOE 是不同的,表明两个嗅觉系统可能是独立进化的。长期以来认为 VNO 主要感知一些大分子化合物,如尿蛋白(结合有小的信号分子),现已知除蛋白质外,它也能感知小分子信息物,但结合在不同区域的受体上。

(3) 两个嗅觉系统作用的不同和配合

因有两个嗅觉系统,故对嗅觉信号的感知出现了下述 3 种情况:

① 由 VNO 感知的信号:很多哺乳类的两性行为和生理反应是由 VNO 感知的。啮齿类引物信息素的作用依赖于 VNO 的完整。如小鼠由两性尿液调节的青春期发育和动情期的促进、妊娠期的终止等都有赖于 VNO 的介导,若 VNO 被毁,这些行为和生理反应就不能发生。

② 由 MOE 感知的信号:哺乳类很多嗅觉信息是由 MOE 感知的。新生幼崽靠 MOE 感知的新奇气味,来找到母亲的乳头。MOE 被毁坏的小狗就不能顺利地找到母亲乳头吮奶,而 VNO 被毁则不受影响。发情的母猪也是靠 MOE 感知公猪呼出气味的信息素,而采取准备交配的姿势,破坏 VNO 并不影响这些行为。

③ MOE 和 VNO 共同感知的信号:发情的金仓鼠雌鼠用阴道液标记栖地,雄鼠由 MOE 侦察到雌鼠的存在,但只有其 VNO 感知了阴道分泌物中的大分子信息素成分后,才能引发对雌鼠的进一步考察和交配行为。然而,有了性经历的雄鼠,已学会通过 MOE 来感知发情雌鼠的气味信息,就能引发交配行为,而不再需要接受 VNO 信号的刺激了。金仓鼠的事例极好地表明 MOE 和 VNO 的不同作用和它们之间的相互配合。

五、结语

所有动物在种内个体之间都需要有信息交流,营社会性生活的种类更需要进行频繁的信息交流,以协调彼此的活动。独居种类在其生活史的某个阶段,也必须和其他个体进行信息沟通,才能使求偶和繁衍后代顺利进行,不同其他个体进行信

息交流的动物是不能生存的。

动物通过信号(signal)进行信息交流,信号是信息的携带者。动物间的信号可概括为4类(Bradbury *et al.*,1998):

① 光信号(light signal):少数动物能通过自体发光进行联络,如某些水母和萤火虫,但大多数动物靠太阳光辨认环境和识别事物。

② 声信号(sound signal):许多动物能通过振动发声来传递信息。

③ 化学信号(chemical signal):通过化学信息物进行信息交流。

④ 电信号(electric signal):某些水生动物如电鳐,能利用电波进行交流。

很多无脊椎动物和脊椎动物都能利用化学信号来传递信息,化学信号对诱导许多动物的行为有着重要作用。与光信号和声信号相比,对化学信号认识和研究较晚,但近几十年随着分析手段的进步,科学家们已揭示出动物界许多化学通讯的奥妙事例。然而,我们仍面临许多挑战,还有许多未解之谜。已知动物个体气味能揭示其性别、年龄、健康状况和地位等,故可把气味标记看作是一种外展表型(extended phenotypes),但至今对信息化合物产生的遗传学原理知道得很少。化学信号传递着大量信息,但是,对所涉及化合物是如何产生的,嗅觉器官又是如何从化学信号译码成信息,仍知之不多。关于化学通讯的进化问题,仍然不清楚化学信号是如何进化变得实在而可靠的(Penn,2006)。

动物种类繁多,在化学通讯方面仔细研究过的种类(昆虫除外)仍屈指可数,还有更多的种类在等待我们去研究。

参考文献

成新跃,徐汝梅,谢丙炎. 2005. 化学通讯在松材线虫侵染和扩散中的作用. 生态学报,25:339-345.

李绍文. 2001. 生态生物化学(第三、四章). 北京:北京大学出版社.

尚玉昌. 1998. 行为生态学(第三、七、十一章). 北京:北京大学出版社.

范志勤. 1981. 哺乳动物的化学通讯. 北京:科学出版社,236.

Agosta W. C. 1992. Chemical Communication: the Language of Pheromones. New York: Freeman, 99-147.

Bargmann C. I., Horvitz H. R. 1991. Control of larval development by chemosensory neurons in *Caenorhabditis elegans*. *Science*,251:1 243-1 246.

Bradbury J. W., Vehrencamp S. L. 1998. Animal Communication. Sunderland MA: Sinauer Associates, 75-96,207-223.

Butenandt A., Beckmann R., Stamm D., Hecker E. 1959. Über den sexuallockstoff des seidenspinners *Bombyx mori*. reindarstellung und konstitution. *Zeitschrift Naturforschung*,14b:283-284.

Dulka J. G., Stacey N. E., Sorensen P. W., Krak G. J. 1987. A steroid sex pheromone synchronizes male-female spawning readiness in goldfish. *Nature*,325:251-253.

Feldhoff R. C., Rollmann S. M., Houck L. D. 1999. Chemical analysis of courtship pheromones in plethodontid salamander//Johnston R. H. *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. New York:

Academic,49-62.

Hess D. L. , Schmidt M. J. , Schmidt A. M. 1983. Reproductive cycle of the Asian elephant (*Elephas maximus*) in captivity. *Biology of Reproduction*, 28:767-773.

Jaffe H. , Huettel R. N. , Demilo A. B. , Hayes D. K. , Rebois R. V. 1989. Isolation and identification of a compound from soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*, with sex pheromone activity. *Journal of Chemical Ecology*, 15:2 031-2 043.

Keeling C. I. , Slessor K. N. , Higo H. A. , Winston M. L. 2003. New components of honey bee (*Apis mellifera* L.) queen retinue pheromone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 100: 4 486-4 491.

Masamune T. , Anetai M. , Takasugi M. , Katsui N. 1982. Isolation of a natural hatching stimulus, glycinoeclepin A, for the soybean cyst nematode. *Nature*, 297:495- 496.

Novotny M. V. , Weidong M. , Zidek L. , Daev E. 1999. Recent biochemical insights into puberty acceleration, estrus induction, and puberty delay in the house mouse//Johnston R. H. *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. New York: Academic, 99-115.

O'Halloran D. M. , Fitzpatrick D. A. , Burnell A. M. 2006. The chemosensory system of *Caenorhabditis elegans* and other nematodes//Dicke M. , Takken W. *Chemical Ecology: from gene to ecosystem*. Netherlands: Springer, 71-88.

Penn D. J. 2006. Chemical communication-five major challenges in the post-genomics age//Dicke M. , Takken W. *Chemical Ecology: from gene to ecosystem*. Netherlands : Springer, 9-18.

Rasmussen L. E. L. , Schulte B. A. 1999. Ecological and biochemical constraints on pheromonal signaling systems in Asian elephant and their evolutionary implications//Johnston R. H. *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. New York: Academic, 49-62.

Smith R. J. F. 1999. What good is smelly stuff in the skin? cross fuction and cross taxa effects in fish "alarm substances"//Johnston R. H. *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. New York: Academic, 475-487.

Sorensen P. W. , Stacey N. E. 1999. Evolution and specialization of fish hormonal pheromones//Johnston R. H. *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. New York: Academic, 15-47.

Wabnitz P. A. , Bowie J. H. , Tyler M. J. 1999. Aquatic sex pheromone from a male free frog. *Nature*, 401:444-445.

Watson P. J. 1986. Transmission of a female sex pheromone thwarted by males in the spider *Linyphia litigiosa* (Linyphiidae). *Science*, 233:219-221.

Wyatt T. D. 2003. Pheromones and Animal Behaviour: communication by smell and taste. Cambridge, New York, 391.

第 5 章

虫害诱导植物挥发物的生态功能及应用

孙晓玲[1]　陈宗懋[1]

摘　　要

被植食性昆虫侵害后，植物的地上或地下部分均能感知由取食或产卵造成的机械损伤和某些来自虫体的诱导物，从而激活虫害诱导植物挥发物(herbivore induced plant volatiles，HIPVs)的合成。HIPVs不仅能增强对植食性昆虫天敌的引诱作用，抑制植食性昆虫的取食或忌避产卵，而且还可以引起邻近同种或异种植物的防御反应或防御准备，从而调节植物、植食性昆虫与天敌三者之间的相互作用关系，增强植物在自然界的生存竞争能力。本章在明确HIPVs形成机理的基础上，主要综述HIPVs生态功能的最新研究进展，在此基础上探讨利用HIPVs进行害虫生态调控的可能性，并提出尚待深入研究的问题。

[1] 中国农业科学院茶叶研究所，杭州 310008，E-mail：zmchen2006@163.com（陈宗懋）

前言

植物和植食性昆虫之间存在着交互作用的重要化学通讯联系，这是昆虫在浩瀚的自然空间中得以生存和繁衍的有力手段之一。20 世纪 80 年代以来的研究证明，大气中弥漫着各种植物分泌的挥发物，这些挥发物在生态系中起着信息传递、生物种群标识和性别标志的功能。进一步的研究还发现，植物在遭受生理胁迫和植食性昆虫攻击后所释放的挥发物无论是种类还是数量都和健康植物所释放的有明显变化，具有植物种类、品种、生育期和生理状况的特异性，而且还具有植食性昆虫种类、虫龄、为害程度、为害方式和其他一些环境因子的特异性（Gouinguene and Turlings, 2002；Schmelz *et al.*, 2003；Choudhary *et al.*, 2008）。虫害诱导植物挥发物（herbivore induced plant volatiles, HIPVs）作为一种化学信息物质，其组成不同于健康植物和机械损伤植物所释放的挥发物，可以被天敌、害虫以及邻近的植物等生物所利用和识别，影响着生态系中不同营养层间的种群平衡，直接或间接地调节植物与昆虫种群之间的关系。正因为如此，虫害诱导的植物挥发物引起了越来越多的关注。

HIPVs 作为一种化学信号在植物、植食性昆虫与天敌之间传递，因此研究 HIPVs 可以在理论上加深对植食性昆虫种群动态变化机制、植物－害虫－天敌间的三重营养关系、昆虫种内及种间相互作用等的认识，在实践中从一个侧面补充和完善害虫综合治理的手段和措施，如开发天敌引诱剂、害虫驱避剂、害虫诱杀剂和培育互益素高释放量的作物品种等，并据此在田间建立"推－拉"防治策略。近年来对 HIPVs 的研究已不仅仅停留在组分鉴定、定量分析以及活性物质的室内筛选等初级阶段，在理论上已经开始对 HIPVs 的诱导及合成机制、植物体内的信号转导控制途径、HIPVs 对植食性昆虫种群密度的调节和控制等诸多方面进行研究。在实践上，部分研究成果已经从实验室研究阶段转到了田间验证和小面积应用阶段，有关 HIPVs 在田间测试和应用成功的报道在最近 2～3 年中不断涌现。本章将以 HIPVs 的形成机理为基础，主要局限于 HIPVs 的生态功能，从 HIPVs 的直接和间接防御功能、对邻近植株的影响以及相关成果的田间验证与应用等方面作一系统性综述。

一、HIPVs 的形成机理

对植物挥发物的研究始于 20 世纪 50 年代，先期研究主要集中在植物花的香气上，而对挥发物信号传递与功能的研究仅约 30 年的历史（Price *et al.*, 1980）。植物挥发物的种类有 1 700～3 000 种（Dudareva *et al.*, 2006；Kundsen and Gershenzon, 2006），其数量约占植物体内次生代谢物总量的 1%（Dudareva *et al.*, 2006）。30 年来的研究结果揭示了自然界的一个重要奥秘，即生物生态系中不同营养层间赖以生存和繁衍的基础是化学信息的交流，而植物释放的不同挥发物是这种化学信息交流的媒介之一。以农业生态系统为例，正常植物所释放的挥发物

是有害生物寄主定位的线索，而植物在被有害生物为害后通过体内代谢途径的改变而释放出新的挥发物或改变自身挥发物的组成相，以此向自然界“呼救”，引诱有害生物的天敌或驱避有害生物，以减轻自身的受害，同时通过这种化学信息向邻近的同一物种的其他个体发出“预警”。

从植物挥发物的形成过程来看，可以区分为如下三个类别（Degenhardt and Lincoln, 2006）：① 组成型（constitutive）：该类化合物贮存在植物叶片中，受到机械损伤后在损伤部位立即释放，是植物体内的固有组分；② 诱导型（induced）：是能够被正常植株释放，但经植食性昆虫取食后释放量加大的一类挥发物，这类挥发物是植物通过自身的防御系统应对植食性昆虫的为害而作出的反应；③ 新形成型（novel）：通常指那些正常植株不能释放、被植食性昆虫为害后新合成的挥发物。挥发物具有植食性昆虫种类的特异性，通常对植食性昆虫具有忌避、拒食或对天敌具有引诱作用。

业已证明，HIPVs 的产生必须有来自植食性昆虫的激发子（elicitor）参与。Turlings 等人（1990）首次报道了昆虫口腔分泌物处理可激活玉米的间接防御功能。自此，口腔分泌物处理可诱导植物产生类似 HIPVs 的现象在其他植物中也不断得到证实。鳞翅目幼虫口腔分泌物中的氨基酸与玉米中的脂肪酸在虫体内结合成一种脂肪酸氨基酸共轭物——volicitin，这个激发子可诱导玉米产生与虫害诱导类似的挥发物组成相（Paré *et al.*, 1997），在利马豆（Koch *et al.*, 1999）和烟草（Halitschke *et al.*, 2001）的研究中也发现了类似的现象。作者等在茶树－害虫－天敌三重营养层的研究中发现，无论是咀嚼式口器的茶尺蠖（*Ectropis obliqia*）还是刺吸式口器的假眼小绿叶蝉（*Empoasca vitis*），它们的口腔分泌物都具有诱导茶树释放挥发性互益素的功能（陈宗懋等，2000）。已有的研究结果证明昆虫的“口腔分泌物”实际上是由两部分组成：一是昆虫的颚腺和唇腺产生的唾液分泌物，另一种是反吐物（Felton, 2008）。目前的研究实际上还没有将这两种分泌物完全区别开来，而是统称为口腔分泌物，其有效组分大多为脂肪酸－氨基酸的结合物（FACs）和一些酶类（如葡萄糖氧化酶）。

Alborn（1997）首次在甜菜夜蛾口腔分泌物中分离出 volicitin 并确定了其诱导功能。之后，在甜菜夜蛾口腔分泌物中还发现了一种 ATP 合成酶的 γ 亚单位蛋白（Inceptin），该物质可激活豇豆苗的间接和直接防御反应（Schmelz *et al.*, 2006；2007）。关于植食性昆虫口腔分泌物中的有效成分，报道最早的是葡萄糖苷酶（Mattiacci *et al.*, 1994），此外还有葡萄糖氧化酶（glucose oxidase, GOX）（Musser *et al.*, 2002；2005；Zong and Wang, 2004；2007；Hu *et al.*, 2008），有报道称 1 头棉铃虫老熟幼虫每小时可分泌 0.4～0.7 μg 的 GOX（Peiffer and Felton, 2005）。有关昆虫口腔分泌物在诱导植物产生间接防御反应中的作用业已获得证明，但是其诱导机制则尚未完全探明，进一步的研究正在进行中。

在研究 HIPVs 形成机理的同时，植物合成并释放 HIPVs 对其生存的利弊作用引起了科学家们的极高关注（Cipollini *et al.*, 2003；Steppuha and Baldwin, 2008）。

HIPVs 的产生速度基本上是 μg/h(Dicke,1990; Turlings *et al.*, 1995),大约比健康植株高 2.5 倍(Kolopainen, 2004)。尽管目前对 HIPVs 产生的利益和代价研究尚未定论,但大多研究结果均支持植物产生 HIPVs 的代价极低,有利于植物在自然界中生存和繁衍的观点。有研究报道植物产生 4 种重要挥发物的量仅占叶片每天生产量的 $(0.65 \sim 1.3) \times 10^{-3}\%$ (Dicke and Sabelis, 1989)。通过对玉米产生 HIPVs 的代价分析认为前期植物为了形成挥发物会导致收获物有所减少,但一段时间后即可获得平衡(Hoballah *et al.*, 2004; Hulten *et al.*, 2006)。Hulten 等人(2006)以植物生长量和结籽量为指标对拟南芥进行研究,结果显示对 *Pseudomonas fluorescens* 病原细菌产生间接防御植株的干物重和结籽量与未产生间接防御反应的植株并无差别,诱导邻近植株产生"窃听"反应的代价比诱导植物直接产生防御的成本低。但也有学者对此持相反的观点,有研究认为在诱导植物的抗病和抗虫过程中,在没有天敌控制的情况下,植株的生长和结籽量均有减少(Cipollini, 2002; 2007; Dietrich *et al.*, 2005)。此外,对烟草(Baldwin, 1998)、北美独行菜(*Lepidium virginicum*)(Brassicaceae)(Agrawal, 2000)和野生萝卜(Agrawal *et al.*, 1999)等的研究结果均表明诱导植物产生对害虫的抗性会引起较大的能量消耗。可以认为,寄主植物在生态系中与其他成员的协同进化过程中,将以最小的能量消耗保护自身,从而使植物获得最大的生存空间和实现种群的发展。不同种植物产生间接防御的代价在质上和量上都会有很大的变化,并受环境、植物生理状况、植食性昆虫的虫口密度以及天敌数量等的影响,尚需进行更多的研究加以明确。

二、HIPVs 的直接防御功能

传统的直接防御是指植物被植食性昆虫取食为害后,导致体内有毒次生代谢物质和防御蛋白含量显著增加,通过降低植物营养和干扰昆虫消化导致植食性昆虫生长迟缓或死亡来实现其直接防御功能(Lou and Baldwin, 2003)(图 5.1)。HIPVs 作为一种化学信息物质,它的释放表明了寄主植物已受害的生理状态(表明食物质量下降)、植株上已有植食性昆虫分布(表明潜在的竞争者已存在)以及生态环境中可能有天敌存在(有被寄生或捕食的危险),为植食性昆虫提供了特殊的化学通讯信号。植食性昆虫为了寻找最佳食物来源、避免后代的种群竞争,也为了避开被天敌取食而倾向于选择健康植株,是直接防御的另外一种作用方式,即通过调控昆虫的行为反应而发挥作用。例如,未被为害的小麦苗对蚜虫具有吸引作用,而被高种群密度蚜虫为害后的小麦苗挥发物却对蚜虫具有驱避作用(Quiroz *et al.*, 1997)。

寄主植物的挥发物为植食性昆虫提供寄主定位所需的信息(Visser, 1986),通常情况下健康植物释放出挥发物的量非常少,而被植食性昆虫为害后植物释放挥发物的种类和数量都显著增加,为周围的生物有机体提供了丰富的化学信息。因此,HIPVs 在不同植食性昆虫与植物系统中是驱避还是引诱植食性昆虫,与植物和植食性昆虫的种类、植株上的虫口密度、植食性昆虫的为害和繁殖习性等因素密切相关。

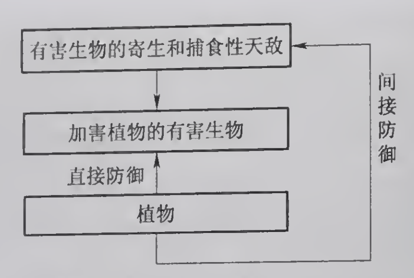


图 5.1 植物对植食性昆虫为害的直接防御和间接防御(根据 Dicke and Hilker, 2003 修改)

迄今,对 HIPVs 中起直接防御作用的化学组分已经有一些了解,绿叶挥发物和萜类化合物等在其中起着重要作用(表 5.1)。如 Bernasconi 等人(1998)报道被玉米蚜为害后玉米苗会释放出蚜虫报警信息素——反式-β-法尼烯,对有翅蚜的寄主选择具有很强的驱避作用,而诱导产生的反式-2-己烯醛、顺式-3-己烯醇和己烯醇这 3 种绿叶挥发物均对蚜虫产卵具有忌避作用(Bate and Rothstein, 1998)。反式-2-己烯醛是目前公认的对植食性昆虫具有忌避作用的物质,已有文献对反式-2-己烯醛驱避叶螨产卵以及减少烟草天蛾的取食等方面进行了报道(Avdiushko *et al.*, 1997; Bolter *et al.*, 1997)。

表 5.1 HIPVs 在 9 种植食性昆虫-植物研究系统中的直接防御

植食性昆虫-植物研究系统	功能性挥发物	生态功能	参考文献
忽布疣额蚜 *Phorodon humuli* 蛇麻草 *Humulus lupulus*	水杨酸甲酯	驱避忽布疣额蚜	Campbell *et al.*, 1993; Losel *et al.*, 1996; Ninkovic *et al.*, 2003
玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* Fitch 玉米 *Zea mays* L.	反式-β-法尼烯	驱避玉米蚜有翅型	Bernasconi *et al.*, 1998
烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 烟草 *Nicotiana tabacum*	顺式-3-己烯基-1-醇;顺式-3-己烯基醋酸酯;顺式-3-己烯基异丁酸酯;顺式-3-己烯基丁酸酯;(*Z*)-3-hexenyl tiglate	驱避烟芽夜蛾	De Moraes *et al.*, 2001
番茄天蛾 *Manduca quinquemaculata* & 烟草天蛾 *M. sexta* 烟草 *N. attenuate*	顺式-3-己烯基-1-醇;芳樟醇;顺式-α-香柑油烯	增加番茄天蛾和烟草天蛾幼虫的死亡率;驱避烟草天蛾成虫产卵	Kessler and Baldwin, 2001

续表

植食性昆虫-植物研究系统	功能性挥发物	生态功能	参考文献
桃蚜 *Myzus persicae* 番茄 *Solanum tuberosum cv.* Desiree	己烯醛 3-己醛	驱避桃蚜	Vancanneyt *et al.*, 2001
假眼小绿叶蝉 *Empoasca flavescens*(Fabricius) 茶树 *Melaleuac alternifolia*	2,6-二甲基-3,7-辛二烯-2,6-二醇	驱避假眼小绿叶蝉	赵冬香,2001
茶蚜 *Toxoptera aurantii* 茶树 *M. alternifolia*	反式-2-己烯醛;MeSA 和苯甲醛	驱避茶蚜	韩宝瑜和周成松,2004
烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 烟草 *Nicotiana tabacum*	烟碱	忌避西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 取食和产卵	Delphia *et al.*, 2007
叶甲科 Chrysomelidae 利马豆 *Phaseolus lunatus* L.	具体物质不详	驱避 *Cerotoma ruficornis* 和 *Gynandrobrotica guerreroensis*	Heil, 2004

HIPVs 的释放节律与植食性昆虫日活动规律相符现象的揭示,有力地证明了HIPVs 在植物的直接防御中发挥着重要作用。烟芽夜蛾、美国棉铃虫(*H. zea*)等夜蛾科昆虫的幼虫能够诱导烟草释放特异性挥发物,并且昼夜不同。例如,顺式-3-己烯基丁酸酯、顺式-3-己烯基异丁酸酯和顺式-3-己烯基醋酸酯等5种物质只有夜间释放,而反式-2-己烯醛等4种物质虽然白天也有释放,但是释放量显著低于夜间,其夜间释放量大的规律与夜蛾科昆虫的活动规律相符,进而发现夜间独有的挥发物释放组合是驱避夜蛾科成虫寄主选择的重要因素(De Moraes *et al.*, 2001),更有学者认为植物挥发物对昆虫活动规律的影响甚至大于光照的影响(Shiojiri *et al.*, 2006)。由此推测,HIPVs 在自然界中对各营养层的调控功能可能远比我们目前已知晓的深刻,尚待更深入的研究。

然而,并不是所有的 HIPVs 都赋予植物以直接防御的功能,研究发现有些HIPVs 对害虫具有引诱作用。Campbell 等人(1993)发现忽布疣额蚜取食蛇麻草后主要诱导产生水杨酸甲酯、顺式-2-己烯醛和 β-石竹烯,而这3种 HIPVs 又具有不同的生态功能,如水杨酸甲酯对忽布疣额蚜具有驱避作用,而顺式-2-己烯醛和 β-石竹烯却有引诱作用。Carroll 等人(2006)报道,玉米被草地贪夜蛾[*Spodoptera frugiperda*(Smith)]六龄幼虫为害后释放的芳樟醇对该虫具有引诱作用,并发现仅芳樟醇一种物质即可实现对该虫寄主选择行为的调控。某些甲虫如 *Lepti-*

notarsa decemlineata、*Coleoptera scarabaeidae* 和 *Oreina cacaliae* 能被其为害后的寄主释放的 HIPVs 所吸引，有学者推测这种现象可能与其交尾行为有关（Bolter *et al.*，1997；Loughrin *et al.*，1996；Kalberer *et al.*，2001）。被小菜蛾（*Plutella xylostella*）为害后的甘蓝则能吸引小菜蛾成虫到其上产卵，这是因为小菜蛾的专一性寄生蜂（*Cotesia plutellae*）只寄生每株被害植株上的 1～2 只小菜蛾幼虫，因此为害过的植物对于小菜蛾幼虫相对较安全，将卵产到被为害的植株上有助于提高其后代的存活率（Shiojiri *et al.*，2002；2003）。另有研究表明低诱导水平的利马豆比健康植株对象甲类昆虫具有更强的引诱作用，而高诱导水平的利马豆植株又能引起象甲类昆虫的逃避行为（Heil，2004）。此外，HIPVs 亦可对异种植食性昆虫的行为产生影响，如被甜菜夜蛾为害后的马铃薯所释放的 HIPVs 对马铃薯甲虫具有明显的引诱作用（Bolter *et al.*，1997）。

HIPVs 的驱避和引诱作用在同种或异种昆虫间有时可交互发生，如二斑叶螨能够被其为害诱导黄瓜的 HIPVs 所引诱，但是西花蓟马诱导黄瓜产生的 HIPVs 却又引起二斑叶螨的逃避行为（Pallini *et al.*，1997）。这种由 HIPVs 传递的植食性昆虫种内或种间的间接相互作用，将影响到整个群落结构中植食性昆虫的组成（程家安和唐振华，2001）。

综上，HIPVs 对植食性昆虫发挥何种生态功能可能与① 植食性昆虫的生物学特性有关，如是否该虫的聚集为害能降低植物的防御能力，是否能有效地抵御 HIPVs 所引诱的天敌等（Bolter *et al.*，1997）；② 植株上植食性昆虫的虫口密度有关；③ 植食性昆虫天敌的取食习性有关；也与④ 不同植物种类释放的 HIPVs 的不同组成与浓度有关。

三、HIPVs 的间接防御功能

虫害诱导植物产生的间接防御是指植物被害后释放出的与正常状态不同的挥发物（HIPVs）吸引天敌前来捕食或寄生，从而降低了害虫的为害水平（Turlings and Benrey，1998；Dicke and van Loon，2000）（图 5.1）。这种虫害诱导产生的间接防御功能是由各种信号转导途径（signal-transduction pathway）参与的，植物通过产生一系列的反应成为改变的表型，其结果表现为减轻受害、吸引天敌，甚至将预警信号传递给邻近植物等。Price 等人（1980）在三重营养水平上对植物挥发物的功能进行了研究，首次明确提出虫害诱导的植物挥发物（HIPVs）对天敌具有招引作用。除昆虫性信息素外，植食性昆虫体表释放的化合物仅有极低的挥发性或根本无挥发性，因此只有在天敌近距离定位寄主时才能发挥作用（Vet and Dicke，1992），而 HIPVs 的相对分子质量通常较小，挥发性高，可为天敌提供长距离的寄主定位信号（Turlings *et al.*，1990；McCall *et al.*，1993；Steinberg *et al.*，1993；Geervliet *et al.*，1994）。目前普遍认为 HIPVs 能将害虫特有的信息转化为可被天敌识别的化学信号，如 Steinberg 等人（1992）和 Mattiacci 等人（1994）发现大菜粉蝶（*Pieris brassicae*）幼虫为害诱导芽甘蓝释放的挥发物对菜蝶绒茧蜂（*Cotesia glomerata*）具有显著

吸引作用。Heit 等人(2008)认为番茄的 HIPVs 为 *Cycloneda sanguinea* 提供了有猎物存在的可靠信息。松科植物所含的多种萜烯类化合物既对植食性昆虫有一定毒性的直接防御功能,又具有引诱天敌的间接防御功能。如有松叶蜂(*Diprion pini*)雌成虫产卵的松树嫩针叶会释放出比健康嫩梢高得多的反式 - β - 法尼烯,对其卵寄生蜂有较强的引诱力(Mumm *et al.*, 2003;2005)。

虫害诱导植物产生的挥发物,尤其是新合成的物质具有明显的昼高夜低的释放节律,这个现象相继在棉花、玉米、杂交白杨和利马豆等植物的研究中得到证实(Loughrin *et al.*, 1994; Turlings *et al.*, 1995;Arimura *et al.*, 2004;Arimura *et al.*, 2007),经过观察发现 HIPVs 中活性物质的释放节律刚好与害虫天敌的活动节律相吻合。由此,HIPVs 的间接防御功能逐渐成为广大科研工作者的研究热点。

植食性昆虫诱导植物产生的间接防御在作用的时效上有很大差异。一般而言,这种效应是一种快速诱导反应,通常直接影响当代的种群结构,但也有对后代种群结构产生影响的报道,即所谓长期的影响。

前面已经提到虫害诱导植物挥发物具有植物种类、品种、生育期和植食性昆虫种类、虫龄、为害程度和为害方式等的特异性,正是这些特性使得 HIPVs 对天敌的招引具有相对的专一性,从而保证天敌能在浩瀚的生态空间中定位到合适的寄主。如智利小植绥螨(*Phytoseiulus persimilis*)能够辨别被二斑叶螨(*Tetranychus urticae* Koch)(寄主)和甜菜夜蛾(非寄主)为害的利马豆所释放的 HIPVs,两种 HIPVs 的主要差别在于其组成成分量上的差异,当二斑叶螨的密度足够大时,智利小植绥螨表现出明显的趋性(De Boer *et al.*, 2004)。烟芽夜蛾和谷实夜蛾为害诱导玉米、棉花和烟草释放出的挥发物组成相各不相同,烟芽夜蛾的专一性寄生蜂黑头折脉茧蜂(*Cardiochiles nigriceps*)可利用这些虫害诱导植物挥发物中的某些特殊物质区分出虫害植株上是否有烟芽夜蛾的存在(De Moraes *et al.*, 1998)。植食性昆虫幼虫取食会诱导植物产生引诱幼虫寄生蜂的挥发物,而产卵行为导致的挥发物亦对卵寄生蜂具有引诱活性。如,榆叶象甲(*Xanthogaleruca luteola*)在榆树(*Ulmus minor*)上产卵后会诱导叶片中萜类化合物的释放,这些萜类化合物又对象甲的卵寄生蜂(*Oomyzus gallerucae*)具有引诱作用(Meiners and Hilker, 2000; Wegener *et al.*, 2001)。

茉莉酸信号转导途径在植物的间接防御反应中发挥着重要作用(Dicke and van Poecke, 2002),在植物体内通过十八烷酸途径来实现。十八烷酸途径由植物伤口的脂质膜所释放的十八碳脂肪酸亚麻酸开始,通过脂氧合酶的作用转变为 13 - 氢过氧亚麻酸,它是 allene oxide 合成酶和 allen oxide cyclase 酶的底物,并能形成环氧 - 十八碳三烯酸、12 - 氧代 - 植物二烯酸和植物二烯酸(OPDA)等中间产物,最后通过 3 步的 β 氧化作用形成茉莉酸和茉莉酸甲酯(Liechi and Farmer, 2002)。其中,从 13 - 氢过氧亚麻酸会产生一个十八烷酸途径的分支,并形成所谓的“绿叶挥发物”(green leafy volatiles, GLVs),包括 C_6醇、C_6醛及其酯类化合物,但是从 OPDA 开始便对天敌具有引诱活性。除十八烷酸途径外,植物的伤口还可以诱导出现十六烷酸途径,从十六碳三烯酸开始也能形成茉莉酸(Weber *et al.*,

2004）。20 世纪 90 年代末期科研工作者开始致力于寻找茉莉酸的接受体及其在调控植物基因表达中的作用机理，直到 2007 年才发现了一个 JAZ 家族（Jasmonate ZIM－domain）蛋白（Chini *et al.*，2007；Thines *et al.*，2007）。

业已证明，外源喷施茉莉酸或其甲酯可以提高植物的间接防御功能（Thaler，1999；Lou *et al.*，2005）。有学者发现茉莉酸缺失的番茄突变植株被鳞翅目害虫为害后，诱导产生的萜类化合物明显减少，绿叶挥发物的组成相与正常植株也有所不同，直接导致突变株的间接防御功能减弱（Sanchez－Hernandez *et al.*，2006），从分子层面证实了茉莉酸信号转导途径在调节植物间接防御中的重要作用。Wegener等人（2001）研究发现茉莉酸处理可诱导榆树释放与产卵胁迫相似的挥发物组成相，并对象甲的卵寄生蜂有引诱活性。

已有的报道结果显示（表 5.2），HIPVs 中对天敌起引诱作用的组分主要是绿叶气味、萜类或倍半萜类等。茉莉酸甲酯（MeJA）、水杨酸甲酯（MeSA）、吲哚等同样对天敌有引诱作用，但是引诱天敌前来捕食或寄生的活性化学信息物质大多由混合物组成。如反式－2－己烯醛和顺式－3－己烯基乙酸酯以一定比例混合后对菜蝶绒茧蜂的引诱活性几乎与菜青虫为害后的拟南芥植株相等（Shiojiri *et al.*，2006）。但是，也有 HIPVs 中某个单一化合物的引诱活性即可等同或近乎等同整个 HIPVs 活性的报道，水杨酸甲酯是其中报道最多的化合物。MeSA 作为虫害诱导植物普遍产生的挥发物，其间接防御功能已在利马豆－二斑叶螨（Dicke *et al.*，1990）、黄瓜－二斑叶螨（Agrawal *et al.*，2002）以及马铃薯－马铃薯甲虫（Bolter *et al.*，1997）等 10 种以上植物与植食性昆虫研究系统中得到证实，如 De Boer 等人（2004）研究发现 MeSA 对智利小植绥螨的引诱活性与其寄主二斑叶螨诱导利马豆挥发物的引诱作用近乎相等。迄今，大量研究已证实 MeSA 对捕食螨、蝽类以及草蛉等捕食性的节肢动物均有较强的引诱作用（Scutareanu *et al.*，1997；James，2003；De Boer and Dicke，2004）。

表 5.2　HIPVs 在 16 种植食性昆虫－植物－天敌研究系统中的间接防御

害虫－植物	功能性虫害诱导植物挥发物	天敌	参考文献
木虱 *Psyllids* 梨树 *Pyurs* spp.	反式，反式－α－法尼烯 水杨酸甲酯	*Anthocoris* spp.	Scutareanu *et al.*，1997
斜纹夜蛾 *Spodoptera exigua* Hubner 棉花 *Gossypium hirsutum* L.	吲哚	黏虫盘绒茧蜂 *Cotesia kariyai*	Pare and Tumlinson，1997；Fukushima *et al.*，2002
二斑叶螨 *Tetranychus urticae* Koch 黄瓜 *Cucumis sativus*	TMTT；反式－β－罗勒烯；（*E*，*E*）－α－法尼烯；水杨酸甲酯	智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis* Athinas－Henriot	Takabayashi *et al.*，1994；Agrawal *et al.*，2002

续表

害虫－植物	功能性虫害诱导植物挥发物	天敌	参考文献
Uroleucon jaceae 黑矢车菊 *Centaurea nigra*	顺式－3－己烯基醋酸酯；6－甲基－5－庚烯－2－酮	*Aphidius funebris*	Pareja *et al.*, 2007
豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 蚕豆 *Vicia faba*	6－甲基－5－庚烯－2－酮；顺式－3－己烯－1－醇乙酸酯；反式－罗勒烯；顺式－3－己烯基－1－醇；反式－法尼烯	无网长管蚜茧蜂 *Aphidius ervi*	Du *et al.*, 1998
黏虫 *Mythimna separata* (Walker) 玉米 *Zea mays*	4,8－二甲基－1,3,7－壬三烯；吲哚；3－羟基－2－丁酮；2－甲基－1－丙醇；植物挥发物顺式－3－己烯－1－醇乙酸酯、反式－2－己烯醛、己烯醛、顺式－3－己烯－1－醇和芳樟醇也起一定引诱作用	日本追寄蝇 *Exorista japonica*	Ryoko *et al.*, 2008
番茄天蛾 *M. quinquemaculata* & 烟草天蛾 *M. sexta* 烟草 *Nicotiana attenuate*	顺式－3－己烯－1－醇；芳樟醇；*cis*－α－bergamotene	宽大眼长蝽 *Geocoris pallens*	Kessler and Baldwin, 2001
菜粉蝶 *Pieris rapae* Linnaeus 拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	脂肪族化合物、萜类化合物和水杨酸甲酯	微红绒茧蜂 *Cotesia rubecula*	Van Poecke *et al.*, 2001
茶蚜 *Toxoptera aurantii* 茶树 *M. alternifolia*	苯甲醛	七星瓢虫、蚜茧蜂、中华草蛉	Han and Chen, 2002
茶蚜 *Toxoptera aurantii* 茶树 *M. alternifolia*	水杨酸甲酯、正辛醇以及反式－2－己烯醇	食蚜蝇、大草蛉	韩宝瑜和周成松，2004
玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 玉米 *Zea mays*	反式－β－石竹烯	昆虫病原线虫 *Entomopathogenic nematode*	Rasmann *et al.*, 2005

续表

害虫－植物	功能性虫害诱导植物挥发物	天敌	参考文献
假眼小绿叶蝉 *Empoasca flavescens* (Fabricius) 茶树 *Melaleuac alternifolia*	2,6－二甲基－3,7－辛二烯－2,6－二醇吲哚	白斑猎蛛 *Euarcha albaria*	赵冬香,2001
二斑叶螨 *Tetranychus urticae* Koch 利马豆 *Phaseolus lunatus*	水杨酸甲酯；反式－β－罗勒烯；芳樟醇	智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis*	De Boer *et al.*, 2004; Dicke *et al.*, 1990a; 1990b; 1999; Ozawa *et al.*, 2000a
粉蝶 拟南芥转基因植株(all84)	反式－2－己烯醛;顺式－3－己烯基醋酸酯	菜蝶绒茧蜂 *Cotesia glomerata*	Shiojiri *et al.*, 2006
二斑叶螨 拟南芥转基因植株(TPS)	(3*S*)－反式－橙花叔醇	智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis*	Kappers *et al.*, 2005
海灰翅夜蛾 拟南芥转基因植株(TPS10)	反式－β－法尼烯；反式－α－香柑油烯	*Cotesia marginiventris*	Schnee *et al.*, 2006

MeJA 和 MeSA 都是植食性昆虫为害后在植物体内积累的互益性化合物,它们在植物体内的诱导产生量因植食性昆虫的为害方式不同而各不相同。被刺吸式口器的植食性昆虫和螨类为害后,植物体内水杨酸甲酯积累的量比咀嚼式口器的植食性昆虫为害诱导的高。一般来说,茉莉酸甲酯只有被咀嚼式口器的植食性昆虫为害后才能产生(Leitner, 2005),其诱导产生的量最高可达每克鲜叶 120 μg (Heil, 2007)。De Vos 等人(2005)报道:5 种不同为害方式的有害生物(包括咀嚼式口器、刺吸式口器和病原菌等)在激活拟南芥体内的 3 种信号转导途径的能力上也有所不同。此外,不同信号转导途径间还会出现相互间的拮抗或增效作用。如水杨酸途径与茉莉酸途径之间具有拮抗效应,而乙烯途径与茉莉酸途径间的增效或拮抗则因植物的生理状态、害虫种类而表现各异(Rojo *et al.*, 2003)。Engelberth 等人(2001)报道,当利马豆被真菌激发子——alamethicin 处理后,体内水杨酸的积累会降低茉莉酸的形成,从而减少茉莉酸途径控制的挥发物的释放。在利马豆和玉米植物体内,茉莉酸途径与乙烯途径间起增效作用(Schmelz *et al.*, 2003),但 Winz 和 Baldwin(2001)的研究结果却与之相反,植食性昆虫为害诱导烟

草乙烯释放量的增加会抑制茉莉酸途径控制的烟碱积累量。由此可见，植物体内不同信号转导途径的诱导与发生受生态系中不同营养层间各种群的发生密度和寄主的反应差异所影响。

如前所述，虫害诱导植物产生的间接防御现象普遍存在于植物的地上部分器官，目前已有研究证实植物的地下器官也参与其中。van Tol 等人(2001)首次提出植物根部参与植物间接防御反应的观点，通过研究发现黑葡萄耳象(*Otiorhynchus sulcatus*)为害北美香柏(*Thuja occidentalis* Linn)后会诱导根部释放出一种未知化合物，该化合物对昆虫病原线虫(*Heterohabditis megidis*)有引诱作用。芜菁根部被菜蛆(*Delia radicum* L.)为害后会诱导整株植株挥发物组成相的改变，生测结果显示无论是已被为害的植物根部还是未被为害的叶片，均对寄生蜂(*Trybliographa rapae* Westwood)具有引诱作用(Neveu *et al.*, 2002)，说明地下部分被害后诱导植物产生挥发物也具有系统性，并验证了根部参与植物间接防御反应的观点。Aratchige 等人(2004)在研究郁金香球茎、瘿螨(*Aceria tulipae*)以及捕食螨(*Neoseiulus cucumeris*)三者之间的相互作用关系时发现，瘿螨为害后郁金香球茎释放的挥发物对饥饿后的雌性捕食螨有引诱作用，说明 HIPVs 也能通过土壤传递化学信号，但仍未从害虫为害后的根部分离并鉴定出活性物质的化学结构。Rasman 等人(2005)对玉米根萤叶甲(*Diabrotica virgifera*) 幼虫为害后的玉米根部挥发物进行提取分离，生测结果证实反式-β-石竹烯是对昆虫病原线虫有吸引作用的活性信号物质，它能提高昆虫病原线虫找到并杀死植食性昆虫的效率。反式-β-石竹烯是化学生态学研究史上第一个被鉴定出结构的由植食性昆虫诱导产生并作为化学信号在地下传递的物质。Rasmann 和 Turlings(2007)首次对玉米根萤叶甲(根部害虫)和斜纹夜蛾(*Spodoptera littoralis* Fabricius)(食叶害虫)同时为害后玉米苗地上和地下部分释放的防御信号进行了研究，结果发现被两种害虫同时为害的玉米苗对寄生蜂(*Cotesia marginiventris*)和昆虫病原线虫(*Heterorhabditis megidis*)的引诱作用显著低于被单独为害的玉米苗，这是由于两种害虫同时为害减少了根部化学信号反式-β-石竹烯的释放，但对叶片释放的 HIPVs 并未产生明显的影响。但是，有学习经历的寄生蜂则会明显增加对两种害虫同时为害植物的选择。天敌昆虫区分挥发物组成相的能力很大程度上取决于其对寄主专门化的程度(Vet and Dicke, 1992)和学习经历(Turlings *et al.*, 1993; Dicke, 1999)，上述事实说明学习经历可以影响天敌昆虫区分挥发物组成相的能力。

尽管 HIPVs 的间接防御功能已经得到公认，但另有研究发现 HIPVs 中的某个成分或某个特殊物质不同异构体的组成比例对天敌具有不同的活性。如黄瓜苗被二斑叶螨为害后释放的(*E*,*E*)-4, 8, 12-三甲基-1, 3, 7, 11-十三碳四烯(TMTT)、反式-β-罗勒烯、(*E*, *E*)-α-法尼烯以及水杨酸甲酯等挥发物对天敌具有引诱作用，但同时释放出的肟类化合物对其天敌智利小植绥螨却具有驱避作用(Takabayashi *et al.*, 1994; Agrawal *et al.*, 2002)。化合物的不同异构体对目标昆虫会产生完全不同的活性，如β-罗勒烯不同异构体的相对比例对天敌具有完

全不同作用活性。Dicke 等人(1990)证明当反式 - β - 罗勒烯和顺式 - β - 罗勒烯的相对比例大于 90% 时对智利小植绥螨具有引诱活性,但当二者的相对比例低于 60% 时则对智利小植绥螨具有驱避作用。Ulland 等人(2006)报道 0.05 μg 的 (*R*) - (-) - 芳樟醇对甘蓝夜蛾成虫具有活性,而对(*S*) - (-) - 芳樟醇在 0.5 μg才能产生反应,两者相差 10 倍。这提示我们今后在利用 HIPVs 对田间害虫进行种群调控时,应充分考虑到活性物质的化学异构体对效果的影响。

转基因研究手段的引入使得对 HIPVs 间接防御功能的研究更为深入。Kappers等人(2005)在拟南芥中过量表达橙花叔醇合成酶(TPS)基因,证明(3*S*) - 反式 - 橙花叔醇是引起智利小植绥螨趋性反应的挥发物信号,与野生型相比转基因植株上分布有更多的捕食螨。*TPS10* 基因主要控制反式 - β - 法尼烯和反式 - α - 香柑油烯的合成,这两种物质已被证明对寄生蜂(*Cotesia marginiventris*)具有引诱活性。在拟南芥中过量表达玉米的 *TPS10* 基因,生物测定结果表明转基因植株具有更强的间接防御功能(Schnee *et al.*, 2006)。这个实例说明利用转基因植物改善农作物的抗虫性状具有潜在的应用前景。目前已经克隆出了多种萜类化合物、绿叶挥发物以及其他挥发物的关键合成酶基因(表 5.3),为新抗虫品种的选育打下基础。

表 5.3　10 种控制虫害诱导植物挥发物形成的关键合成酶(来自 Pichersky *et al.*, 2002)

合成酶	植物来源	控制合成的挥发物	参考文献
萜类化合物			
(*S*) - 芳樟醇合成酶	*C. breweri*	芳樟醇	Dudareva *et al.*, 1996
香叶烯/罗勒烯合成酶	拟南芥	香叶烯/罗勒烯	Bohlmann *et al.*, 2000
反式 - β - 法尼烯合成酶	胡椒、薄荷	反式 - β - 法尼烯	Crock *et al.*, 1997
反式 - 橙花叔醇合成酶	黄瓜、棉、豆、玉米	反式 - 橙花叔醇	Bouwmeester *et al.*, 1999; Degenhardt and Gershenzon, 2000
绿叶挥发物			
脂肪氧化酶	马铃薯	13 - 氢过氧化亚麻酸	Leon *et al.*, 2002
过氧化物裂解酶	甜瓜	9 - oxononanoate; 顺式 - 3 - 壬烯基 - 1 - 醛	Tijet *et al.*, 2001
过氧化物裂解酶	马铃薯	1 - 己醛; 顺式 - 3 - 己烯基 - 1 - 醛	Vancanneyt *et al.*, 2001
其他类型的挥发物			
吲哚 - 3 - 磷酸甘油裂解酶	玉米	吲哚	Frey *et al.*, 2000
水杨酸盐转甲基酶	*C. breweri*	水杨酸甲酯	Ross *et al.*, 1999
茉莉酮酸酯转甲基酶	拟南芥	茉莉酸甲酯	Seo *et al.*, 2001

四、HIPVs 对邻近植株的影响

在自然界中,植物面临着多种植食性昆虫和病原微生物的为害。植物遇到危险时不能像动物一样可以逃逸,所以在漫长的进化过程中,植物可能通过个体内或个体间的化学通讯提前对即将到来的危险进行防御准备。这是植物在进化过程中获得的生存竞争能力,是植物与外界胁迫因素协同进化的结果。Baldwin 和 Schultz (1983)的实验揭示虫害枫树释放的挥发物信息可被邻近的健康枫树“窃听”,从而使邻近的健康枫树中的防御物质(如酚类化合物、单宁等)含量增加,自此越来越多的研究结果证实 HIPVs 可以在植物个体间传递化学信号,诱导邻近的同种或异种植物产生防御反应以增加个体的适应性(Raupp and Denno, 1984; Dicke *et al.*, 1990; Farmer, 2001;Arimura *et al.*, 2000; Guerrieri *et al.*, 2002)。HIPVs 诱导邻近植株对即将到来的为害产生防御反应的现象普遍存在,说明植物既不是“聋子”,也不是“哑巴”,可以通过某些气态分子的传递完成植物个体间的化学通讯,Baldwin 等人(2006)形象地称之为“会说话的树”。

虫害植株释放的 HIPVs 可诱导邻近健康植株(“窃听”植株)产生毒素或挥发性互益素,从而直接启动防御体系(Arimura *et al.*, 2000a; 2000b;2001;2002; Choh *et al.*, 2006)。研究发现野生型烟草被烟草天蛾(*Manduca sexta*)取食后释放的 HIPVs 可提高其天敌(*Geocoris pallens*)的捕食率,将人工合成的化合物按照 HIPVs 的组成比例混合后处理烟草,可直接启动其间接防御功能,从而提高天敌的捕食率(Kessler and Baldwin, 2001),这个现象在番茄、黑桤木和玉米等植物上也相继得到证实,在植物间起通讯作用的化学物质主要是 MeJA、乙烯和绿叶性气味化合物等(Farmer *et al.*, 1990; Tscharntke *et al.*, 2001; Ruther and Kleier, 2005)。

也有研究发现 HIPVs 不直接启动某些邻近植株的防御反应,而是使邻近植株做好防御准备,当受到植食性昆虫攻击时立即加倍地进行直接或间接防御,以增强自己的生存竞争能力(Baldwin *et al.*, 2006)。Arimura 等人(2000)在分子水平上证明受伤植株与健康植株之间能够进行化学通讯,用以传递信号的化合物可以是 HIPVs,也可以是多种萜类混合物。Engelberth 等人(2004)认为甜菜夜蛾诱导玉米植株释放的 HIPVs 中,大量的 GLVs 可诱导邻近植株叶片中茉莉酸信号分子含量的显著升高,但不会直接启动邻近植株的防御。Ton 等人(2007)研究发现被植食性昆虫为害后的玉米 HIPVs 并没有直接激活健康植株上与防御相关的基因,而是激活了这些基因的一些亚单位,于是接收到 HIPVs 信息的玉米能在遭受虫害后迅速地、加量地表达这些与防御有关的基因。植物只有在确定有害虫启动子存在后才能启动防御反应,避免了大量的能量浪费,从而增强了自身的生存和竞争能力,这是植物与昆虫长期协同进化的结果。

早在 1969 年,Rovira 利用放射性物质处理健康豆类植物的地上部分器官,结果发现放射性物质与植物根部的分泌物一起通过土壤运输,在邻近植物体内可检

测到。目前对植物个体间化学通讯信号传递的研究多集中于气态的有机化合物在植物地上部分的传递,而对于化学信号物质是否也可以在地下传递尚颇具争议。被蚜虫(*Nasonovia ribisnigri*)和二斑叶螨为害过的大麦和利马豆,可以通过释放HIPVs将虫害信息传递给邻近的健康植株,也可以通过根部的分泌物将信息传递给邻近的健康植株(Dicke and Dijkman, 2001; Chamberlain *et al.*, 2001)。Guerrieri 等人(2002)研究发现健康蚕豆的根与被豌豆蚜(*Acyrthosiphon pisum*)为害过的蚕豆根际物质接触后,与对照相比能吸引到更多的寄生蜂,然而仅是 HIPVs 却不能引起邻近健康蚕豆植株的防御反应。这个现象说明植物的地上部分与地下部分器官在植物间化学通讯信号的交流与传递中发挥重要的作用。

虫害诱导植物挥发物在植物个体间的传递需要经过被害植株释放信号、信号在空间的传递以及被邻近植物吸收和感知4个步骤。至于这方面起作用的化学组分,从已有的报道结果来看,可以概括为以下4大类物质:

1. 植物激素类

在植物间传递的众多化学信号中,植物激素是广为人知的一类物质,主要包括茉莉酸甲酯(MeJA)、水杨酸甲酯(MeSA)和乙烯。这3种物质可由被植食性昆虫为害后的植物产生,作为气态信号分子能够激活邻近健康植株防御基因的表达。这个现象已在番茄、旱芹、利马豆和拟南芥等植物中得到证实(Farmer *et al.*, 1990; Miksch and Boland, 1996; Shulaev *et al.*, 1997; Farmer *et al.*, 1998; Lu *et al.*, 2006)。

现有研究结果证实茉莉酸信号转导途径与植物的抗虫性密切相关,植食性昆虫的为害可诱导植物释放出顺式-、反式-茉莉酮的现象已被公认。研究发现顺式-茉莉酮对莴苣蚜虫具有驱避作用,利用顺式-茉莉酮处理可以增加冬储谷物、蚕豆苗的抗虫性,并对蚜虫的天敌七星瓢虫和芽茧蜂具有引诱作用(Birkett *et al.*, 2000)。外源茉莉酸甲酯处理诱导拟南芥释放的挥发物对菜青虫的寄生性天敌微红绒茧蜂具有显著的引诱作用(van Poecke and Dicke, 2002),处理茶树后可提高单白棉绒茧蜂对茶尺蠖的田间寄生率(桂连友,2004)。此外,茉莉酸甲酯处理还可诱导番茄植株叶片中多酚氧化酶和蛋白酶抑制剂活力的升高(Farmer and Ryan, 1990; Cipollini and Redman, 1999; Siqueira *et al.*, 2002; Thaler *et al.*, 1996),多酚氧化酶和蛋白酶抑制剂相结合成为植食性动物获取蛋白质难以克服的屏障。尽管顺式-茉莉酮和茉莉酸甲酯在植物体内都是通过茉莉酸途径合成的,但是两者在植物间的信号传递却有一定区别,相比之下顺式-茉莉酮诱导植物产生抗虫性的持续时间更长一些(Birkett *et al.*, 2000)。

水杨酸甲酯广泛分布于植物界,前面已提到 MeSA 在植物的直接防御和间接防御中均发挥着重要作用,然而 MeSA 在植物防御中的作用还不仅如此。Shulaev 等人(1997)发现水杨酸甲酯被植物吸收后即被修饰回水杨酸,通过水杨酸信号转导途径发挥作用,不仅可激活植物的抗病性,而且可诱导邻近植株防御基因的表达。被水杨酸甲酯处理后的茶树,激活了与防御相关的基因,增强了对

茶园假眼小绿叶蝉天敌的引诱能力，并对叶蝉产生了明显的抗取食效应（苗进，2008）。

乙烯作为一种重要的植物激素，不仅在植物的直接防御反应中发挥着重要的作用（Johnson and Ecker, 1998；Tscharntke *et al.*, 2001），也常对茉莉酸、挥发物诱导素（volicitin）或顺式－3－己烯醇等信息化合物诱导植物合成挥发物的功能起增效作用（Ruther and Kleier, 2005），但是关于乙烯本身是否能够诱导植物释放挥发物尚具争议。Kahl 等人（2000）研究发现乙烯处理烟草植株既不能改变其挥发物的释放量，对茉莉酸甲酯的诱导也无增效作用，反而有研究发现乙烯处理后玉米苗挥发物的释放受到抑制（Ruther and Kleier, 2005）。有趣的是乙烯处理却能够诱导水稻产生与褐飞虱为害类似的挥发物组成相，并且两者对寄生蜂的引诱活性近乎相等（鲁玉杰等，2006）。也有研究结果证明对邻近健康赤杨（*Alnus glutinosa*）防御反应的调节需要乙烯和茉莉酸甲酯的协同作用（Tscharntke *et al.*, 2001）。所以，乙烯在植物间的化学通讯中究竟发挥何种功能，尚待进一步研究。

2. 植物绿叶性挥发物类

植物绿叶性挥发物（C_6的醇、醛和酯类）通过激活植物体内的茉莉酸依赖途径而在植物间的通讯中发挥作用（Choudhary *et al.*, 2008）。有科研人员注意到经常修剪的山艾草附近生长的植物与不修剪附近的相比，很少遭受植食性昆虫的为害（Karban, 2001; Karban *et al.*, 2000; Karban and Baxter, 2001）。已有研究证实 GLVs 可以充当植物激素的功能诱导邻近健康植株防御基因的表达（Sivasankar *et al.*, 2000）。在众多 GLVs 中，顺式－3－己烯醇、顺式－3－己烯基乙酸酯和反式－2－己烯醛已被证明可以诱导邻近健康植株防御基因的表达（Arimura *et al.*, 2001；Farag *et al.*, 2005），并且它们的诱导活力近乎相等（Engelberth *et al.*, 2004）。研究发现反式－2－己烯醛可诱导番茄植株释放萜类化合物，且具有系统性（Farag and Paré, 2002）。Engelberth 等人（2004）认为 GLVs 是植物个体间信号传递以及植物与昆虫间相互作用的关键物质，通过加强植株在遭受攻击时启动的化学防御反应，来实现对邻近植株防御即将到来的植食性昆虫为害的诱导。有研究指出绿叶挥发物处理可诱导玉米苗释放与 HIPVs 相似的挥发物组成相，叶片能够吸收空气中的醛类和醇类化合物，经过植物体内的新陈代谢将吸收的醛类和醇类化合物转变成为醋酸盐类，更为重要的是绿叶挥发物不仅能够引起邻近植物的“窃听”，而且也能推动植物内部化学信号的传递，引起植物的系统防御反应（Ruther and Fürstenau, 2005）。Yan 和 Wang（2006）的研究进一步证实了前人的研究结果，并提出植物体内 DMNT 这个功能化合物的形成需要在一系列的 C_5醛类、C_6醛类和不饱和的醇类诱导下才能产生。

3. 萜类化合物

虫害诱导植物产生的萜类化合物包括芳樟醇、法尼烯、石竹烯、罗勒烯、橙花叔醇、香柑油烯、DMNT 和 TMTT 等。多数萜类化合物在植物的间接防御反应中起重

要作用，也有少数化合物如法尼烯、香柑油烯等对植食性昆虫也具有驱避作用，而罗勒烯、DMNT 和 TMTT 等已被证明可诱导邻近植株防御基因的表达。利马豆作为研究诱导防御的模式植物，对其个体间化学通讯的研究也是目前所有研究中最为透彻的。二斑叶螨为害诱导利马豆释放的 HIPVs 可降低邻近未受害利马豆植株对二斑叶螨的敏感性（Bruin *et al.*，1992），并能上调叶片中与防御有关的基因表达量（Arimura *et al.*，2000），同时增加蜜露的分泌量，这些蜜露可吸引二斑叶螨的捕食性天敌智利小植绥螨前来捕食（Dicke *et al.*，1990）。在上述诱导过程中，HIPVs 中的萜类化合物和绿叶性气味是在利马豆不同个体间传递的主要通讯信号，研究发现反式 -4，8 - 二甲基 -1，3，7 - 壬三烯（DMNT）、（*E*，*E*）-4，8，12 - 三甲基 -1，3，7，11 - 十三碳四烯（TMTT）和 β - 罗勒烯等萜类化合物是引起利马豆叶片中防御基因上调的主要诱导物（Arimura *et al.*，2000），而顺式 -3 - 己烯基乙酸酯对蜜露的产生起主要诱导作用，（*R*）-（-）- 芳樟醇、DMNT 和 TMTT 对蜜露的诱导产生虽也有一定的贡献但并不是主要的诱导物（Kost and Heil，2006）。

4. 其他的活性化合物

作为能够引起邻近植株产生“窃听”行为的化学组分，在拟南芥不同植株间的化学通讯研究中已经证实小分子的羰基化合物——丙二醛和丙烯醛也可引起邻近健康拟南芥植株中与防御有关的基因表达（Almeras *et al.*，2003；Weber *et al.*，2004）。

综上，HIPVs 中的多种组分均能在植物间传递通讯信号，挥发性化合物可引起邻近健康植株的防御准备是植物界中普遍存在的防御策略。气态信息化合物诱导植物产生的防御反应具有植物种类和诱导物特异性的特点。例如，Farag 和 Paré（2002）用 100 nmol 的 MeJA 和反式 -2 - 己烯醛处理番茄植株，发现二者诱导番茄植株单萜类和倍半萜类物质的释放量均显著高于对照叶片，并且 MeJA 的诱导能力显著高于反式 -2 - 己烯醛。此外，尚有研究发现 MeJA 处理不能诱导番茄、拟南芥以及棉花等植物产生 C_6 的挥发物（Bate *et al.*，1998；Saona *et al.*，2001；Farag and Paré，2002），但是 MeJA 却能诱导利马豆和烟草植株同时产生 C_6 挥发性化合物和萜烯类物质（Kessler and Baldwin，2001；Dicke *et al.*，1999）。

五、HIPVs 研究成果田间应用的尝试

大量研究结果证实植物被植食性昆虫为害后会系统性释放多种挥发物，HIPVs 中的一些重要成分不仅具有驱避（忌避）害虫、招引天敌的生态功能，而且更为重要的是还可以作为化学信号物质在植物间传递，通过引起邻近植物的防御准备而提高植物对害虫的直接和间接防御效率。如何在田间利用 HIPVs 特有的生态功能实现其对植食性昆虫种群密度的化学生态调控，从而在减免化学农药使用的前提下，将害虫的为害控制在可接受的范围内，已成为化学生态研究工作者所致力追求的目标。尽管昆虫化学生态学从学科建立到现在不过短短的

30 年，但是其迅猛的发展使得一些关于 HIPVs 的研究结果已经开始走向了田间应用尝试。

1. HIPVs 间接防御功能的田间验证与应用

植物在植物－植食性昆虫－天敌三重营养关系中并不是被动的利益获得者，而是通过释放 HIPVs 给寄生性或捕食性天敌传递关键的化学信息，天敌昆虫借此来区分被害植物与未被害植物并定位寄主。尽管大量研究已证明 HIPVs 对寄生性天敌确实具有引诱作用，但是由于寄生后的害虫并不是马上死亡仍会继续取食，因此，对利用 HIPVs 的间接防御功能在田间进行害虫防治是否可行在很长的一段时间内颇具争议。近年来的研究结果已经证明植食性昆虫被天敌寄生后对植物生长、发育和繁殖具有非常明显的选择优势。如斜纹夜蛾被缘腹绒茧蜂（*Cotesia marginiventris*）寄生后可显著减少叶片损失，斜纹夜蛾幼虫的体重比对照明显减轻，而且植物结实量也比对照高出 30% 左右（Hoballah and Turlings，2001；Paré and Farag，2008）。van Loon 等人（2000）通过比较已被和未被 *Cotesia rubecula* 寄生的菜粉蝶的为害对拟南芥结实量的影响，发现天敌的存在可显著增加拟南芥的繁殖适合度。更为重要的是 Kessler 和 Baldwin（2001）的研究，它证实了在田间烟草被顺式－3－己烯基－1－醇、芳樟醇和 *cis*－α－香柑油烯处理后可增加天敌对鳞翅目害虫卵的捕食量，而芳樟醇又对害虫产卵具有忌避作用，田间使用 HIPVs 进行防治与对照相比可以减少烟草植株 90% 以上的植食性昆虫为害。这个结果说明在田间利用 HIPVs 进行害虫的种群调控是切实可行的。用包括水杨酸甲酯在内的多种挥发物处理忽布园和葡萄园，结果显示处理园中的捕食性天敌数量比对照忽布园多 4 倍，同时红叶螨的数量则相应减少（James，2003；James and Price，2004）。在玉米田中种植 *Melinitis minutiflora* 可以产生类似于鳞翅目昆虫幼虫为害后产生的 HIPVs，并对天敌具有引诱作用（Khan *et al.*，1997）。Kollner 等人（2004）预言：植物释放的萜类化合物所起的间接防御功能对玉米植株生存繁殖的意义似乎大于直接防御。

Thaler（1999；2002）发现喷施茉莉酸可诱导番茄等农作物产生直接和间接防御，为农作物的保护带来双重好处。直到 2003 年，HIPVs 中的活性组分对有益昆虫的引诱作用才开始在田间逐步得到证实。其中，MeSA 和顺式－3－己烯基醋酸酯已被证明对瓢虫科、盲蝽科、大眼长蝽科、花蝽科、食蚜蝇科以及草蛉科的一些捕食性昆虫具有明显的引诱活性（James，2003a；2003b），而单独的水杨酸甲酯也可增加处理田间益虫的种类和数量（James and Price，2004）。进一步的研究结果证明苯甲醛、顺式－3－己烯醇以及反式－2－己烯醛等人工合成的挥发物分别对 12 种来自寄生蝇科、茧蜂科以及长蝽科等不同科、属的益虫具有引诱活性。水杨酸甲酯对天敌的引诱作用具有广谱性（表 5.4）。通过上述田间试验证明：一些人工合成的 HIPVs 组分对天敌确实具有引诱作用，使在害虫的综合管理系统中应用化学信息物质进行生物防治迈出了一大步。

表 5.4　在田间对天敌有引诱活性的人工合成的 HIPVs(引自 James，2005，有修改)

昆虫的种类	人工合成的 HIPVs												
	A	B	G	F	E	I	J	K	H	M	P	D	N
绿草蛉 *Chrysopa nigricornis*				√a，c									
褐草蛉 *Hemerobius* sp.				√c									
Stethorus picipes	√d		√d	√b，c								√d	
暗小花蝽 *Orius tristicolor*	√d		√b	√c							√d	√d	
大眼长蝽 *Geocoris pallens*		√d		√b，c	√d								
Deraeocoris brevis			√b	√c									
Anagrus daanei	√d										√d		√d
Thaumatomyia glabra						√d							
食蚜蝇科 Syrphidae	√d			√a，c									
茧蜂科 Braconidae	√d		√d	√c		√d	√d	√d					
舞虻科 Empididae				√c									
麻蝇科 Sarcophagidae				√c			√d		√d	√d		√d	
寄生蝇科 Tachinidae												√d	
潜蝇科 Agromyzidae				√d									
Micro－Hymenoptera	√d			√c	√d								

注：① A. 顺式－3－己烯基－1－醇；B. 反式－2－己烯基－1－醛；G. 顺式－3－己烯基醋酸酯；F. 水杨酸甲酯；E. 吲哚；I. 邻氨基苯甲酸甲酯；J. 顺式－茉莉酮；K. 茉莉酸甲酯；H. 香叶醇；M. 壬醛；P. 正辛醛；D. 苯甲醛；N. 法尼烯。

② a. 引自 James，2003a；b. 引自 James，2003b；c. 引自 James and Price，2004；d. 引自 James，2005a。

2. 直接防御功能的田间验证与应用

通过研究不同植食性昆虫为害诱导烟草 *N. attenuata* 释放的挥发物，发现烟草天蛾 *M. sexta*、番茄天蛾 *M. quinquemaculata* 和烟草跳甲 *Epitrix hirtipennis* 可以诱导田间种植的烟草产生类似的挥发物组成相，并与室内烟草天蛾诱导的结果非常相似，其中顺式－3－己烯基－1－醇、芳樟醇和顺式－α－香柑油烯均能显著提高天蛾幼虫的死亡率，而芳樟醇则对烟草天蛾的产卵具有驱避作用(Kessler and Baldwin，2001)。这是化学生态史上第一个有关虫害诱导植物挥发物在田间发挥其直接防御功能的报道。

如前所述，水杨酸甲酯具有广谱性，无论是在实验室内还是田间对多种害虫的天敌均具引诱活性。同样，作为虫害诱导植物挥发物中的重要成分，水杨酸甲酯在

植物的直接防御体系中也具有重要作用。例如，早在 1993 年，在室内实验中发现水杨酸甲酯对蛇麻草的主要害虫忽布疣额蚜具有驱避作用(Campbell *et al.*, 1993)，Pettersson 等人(1994)报道于春天在小麦田中使用水杨酸甲酯，可以减少田间蚜虫总量的 30% ~40%。继而 Losel 等人(1996)通过田间试验进一步证实了水杨酸甲酯确实对忽布疣额蚜具有驱避作用。水杨酸甲酯配合缓释载体在田间使用，可以推迟田间麦蚜种群发生高峰的形成时间，并降低虫口密度；亦可以在一定范围内降低忽布疣额蚜的为害水平，然而在虫口密度过高时(>20 头/片)水杨酸甲酯则不能发挥作用(Ninkovic *et al.*, 2003)。这说明利用 HIPVs 的直接防御功能进行田间害虫的防治，其防治效果可能会受到田间害虫种群密度的制约。因此，在考虑利用 HIPVs 进行田间害虫防治之前，应该对防治效果与虫口密度之间的关系进行充分的研究。

3. 植物间化学通讯的田间验证与应用

机械损伤和植食性昆虫为害都会诱导植物释放挥发性的有机化合物，这些挥发物中的某些成分充当化学信号引起邻近健康植株的防御应答(或准备)的研究进展前面已有详细论述。但这些研究均在实验室内而非在田间进行，在田间植物是否能够"窃听"到邻近植物释放出的气态植物化学信号？Karban 等人(2000)首次提出受伤植物释放的化学信号在田间能够引起邻近植株的防御反应，通过 3 个季节的监测发现蝗虫和夜蛾科幼虫"窃听"植株的取食量显著少于对照。这个现象在田间又分别在欧洲桤木(*Alnus glutinosa*)和烟草(*Nicotiana attenuata*)两种植物中得到了证实(Karban *et al.*,2000；Tscharntke *et al.* 2001)，但发现它们之间的通讯仅在 0 ~15 m 之间才会有效传递(Karban and Maron 2002；Karban *et al.*, 2003)，那么很有可能种间竞争带来的副作用远大于植物间通讯为植物带来的好处(Karban *et al.*, 2003)。因此，未来能否将修剪这项农业管理措施与周围经济作物的害虫防治联系起来，则尚待进一步考证。

田间和室内实验均发现被修剪过的山艾树周围的烟草叶片中多酚氧化酶的活性显著高于对照(Karban *et al.*, 2003)，利用基因芯片的手段进行分析发现烟草叶片中与抗虫相关的基因转录表达量上调，被烟草天蛾取食后烟草中胰蛋白抑制剂含量与对照相比明显增高(Kessler, 2006)，但有研究报道修剪过的山艾树释放的 MeJA 的量不足以引起邻近植株的"窃听"反应(Preston *et al.*,2001;2004)，具体起通讯功能的是绿叶挥发物、萜类挥发物抑或其他气态化合物目前尚无定论。

至此，气态的植物化学信号能够引起邻近植株"窃听"的现象已经在田间得到证实，但是植物释放的有效通讯信号的种类、引起接收植物"窃听"行为的反应阈值，以及化学信息物质在不同植物种类间信号通讯的表现差异等问题则尚待进一步研究。

六、结语

正常的植物叶片只能释放少量的挥发物，一旦遭受植食性昆虫的攻击，挥发物的种类和释放量都会有所增加。相对于正常植物释放的挥发物，HIPVs 可提供给

植食性昆虫及其天敌更多的化学信息。HIPVs 作为气态的植物化学信号，可在植物、植食性昆虫与天敌之间传递，对群落的结构和组成产生影响，更为有意义的是植物的根部亦参与其中。HIPVs 的释放具有昼夜节律，通常挥发物的释放节律与植食性昆虫或天敌的活动规律相符。植物通过在一天之中的不同时间产生不同的挥发物，与不同的生物有机体之间进行信号交流，减少能量消耗的同时提高了自身防御效率，使得植物的防御系统得到优化。

HIPVs 在自然界中实际发挥的功能是直接、间接防御害虫以及引起邻近植株的防御准备三者协同作用的表现，上述防御功能的成功实现提高了植物在自然界中的生存竞争能力。从广义上讲，HIPVs 可以被生物群落中任何有需要的生物有机体所利用，以调节群落中各营养层的动态变化。Dudareva 等人(2006)对植物挥发物和 HIPVs 与周围其他生物因素之间的相互作用进行了详细的描述(图 5.2)，这里所指的生物有机体不仅包含同种或异种植物、植食性昆虫、捕食性或寄生性天敌，而且也包含了病原体、传播种子的动物、传粉昆虫等。在浩繁的自然界中，挥发物的生态功能既包括正常植物生殖器官挥发物对传播者的引诱作用，也包括 HIPVs 的直接和间接防御功能；而 HIPVs 在植物间的化学通讯不仅能够引起邻近叶片或植物的防御准备，也对邻近他种植物具有化感作用。本章所综述的 HIPVs 的生态功能仅是挥发物在调节植物和其他生物因素之间相互作用关系的一个侧面，HIPVs 在自然界中具有多种生态功能及相应作用途径(图 5.2)。

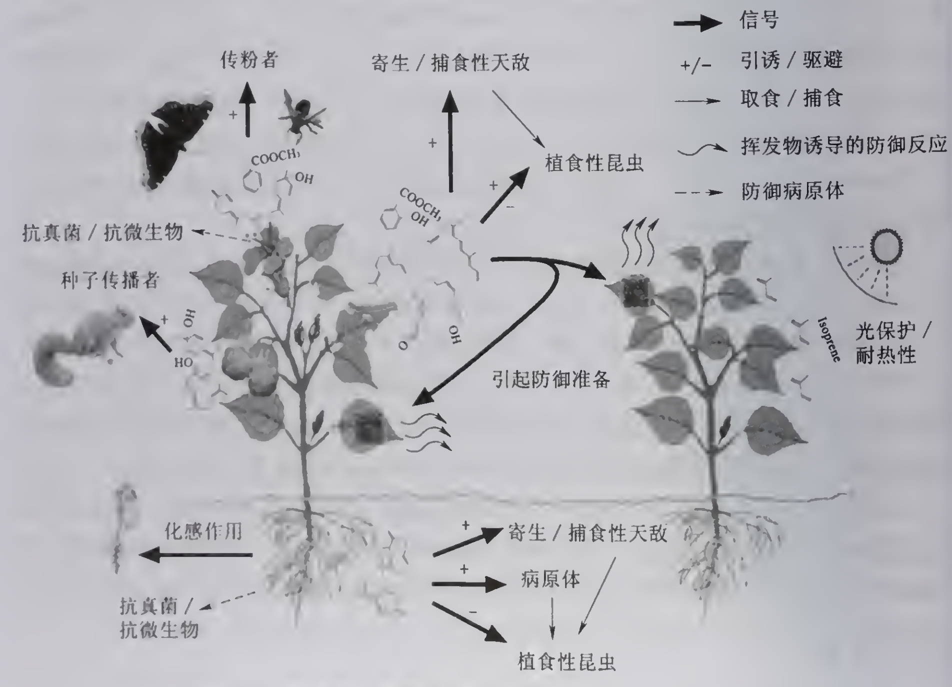


图 5.2 挥发物对植物与其他生物因素间相互关系的调节

(引自 Dudareva *et al.*，2006，有修改)

在自然界中，植物同时面临着多种为害，植物必须通过各种抗性功能的协同作用才能成功应对复杂的外界环境。如前所述，虫害诱导植物产生的挥发物（HIPVs）在自然界中可通过以下两个方面对害虫的为害发挥控制作用：① 直接防御：通过驱避害虫产卵或取食从而减少田间虫口密度，这个现象被国外学者称为"Bottom - up"；② 间接防御：通过增加捕食性天敌和寄生性天敌的数量，由此降低田间害虫密度，即"Top - down"（Price *et al.*，1980）。前面已提到 HIPVs 中的一些成分具有多重生态功能，如茉莉酸甲酯、水杨酸甲酯、芳樟醇、顺式 - 3 - 己烯基醋酸酯以及法尼烯等物质既具有驱避害虫产卵或取食的直接防御功能，也具有引诱天敌前来捕食或寄生的间接防御功能，这个进化策略减少了植物体能量的消耗，为植物在陆地上继续生存繁衍带来了更大的生态利益。Kessler 和 Baldwin（2008）证实田间使用有效的活性挥发物 1 周，天敌对害虫的捕食率即可比对照高出4.9 ~ 7.5 倍，而仅使用芳樟醇一种成分也可减少害虫 2.4 倍的产卵量，更为有应用价值的发现是芳樟醇在这个研究系统中对植食性昆虫和天敌均有活性，具有多重生态功能。这个最新研究结果证明 HIPVs 的间接防御功能在田间对害虫的种群密度具有很强的控制能力，是 HIPVs 从实验室研究阶段走向田间应用的良好开端，也为田间利用 HIPVs 进行害虫种群密度的生态调控指明了方向。尽管如此，由于 HIPVs 是易挥发或结构不稳定的物质，所以 HIPVs 在田间直接使用可否有效地将害虫的为害水平控制在经济阈值之内尚待探讨（Chamberlain *et al.*，2001；Pickett *et al.*，2003）。

在田间利用 HIPVs 的间接防御功能对植食性昆虫进行种群的生态调控之前，必须明确以下 3 个问题：① 确定拟进行生态调控的作物生态系中存在能够有效控制目标害虫的天敌；②天敌引诱剂的配方必须由关键的活性物质组成，释放速率必须控制在害虫的感受阈值范围内；③ 确定引诱剂不能增加对其他有害生物的引诱力。

分子生物学技术用于化学生态学的研究，使得上述简单的诱导应用技术发展成为通过转入目标基因而改变植物的遗传性状。目前，已有一些控制功能性挥发物形成的关键合成酶基因克隆成功，而且已有拟南芥（TPS10）等转基因抗虫品种选育成功，使得利用转抗虫基因植物改善农作物植物保护现状成为可能。

综上，HIPVs 作为植物产生的小分子化合物，相对于化学农药具有更好的环境安全性。从现有研究结果上看，HIPVs 无论在实验室研究还是田间应用，都可以通过直接驱避害虫取食或产卵、引诱天敌前来捕食或寄生等生态功能对多种植物有一定的保护作用。但是，在农田生态系统中应用 HIPVs 对植食性昆虫进行无公害防治之前，仍需对植食性昆虫与天敌的化学遗传学、生态学、不同植物 - 植食性昆虫 - 天敌三重营养间的互作关系，以及不同植食性昆虫虫口密度对田间防效的影响等诸多方面进行深入研究，以明确天敌昆虫与植食性昆虫对 HIPVs 的感受机制，确定 HIPVs 中关键物质的多重生态功能，筛选出高互益素释放量的抗性品种，并确定 HIPVs 的田间应用技术。尽管目前对 HIPVs 的研究有许多尚未揭开的谜

团,但是植物不仅可以通过 HIPVs 的引诱作用吸引天敌,利用害虫的敌人来保护自己,而且更为有意义的是 HIPVs 在植物间传递可引起邻近植株产生防御反应(储备),使得植物在被攻击时能够发挥更强的抗虫功能,以上两种现象已经将该领域潜在的应用前景展现给人类。

近年来昆虫化学生态学的研究成果为农业生态系中有害生物的无害化治理带来了新希望。从本世纪初起,许多研究开始从基础研究向应用研究进军,取得的成果尽管还没有到达可以作出肯定结论的程度,但还是令人鼓舞的。在这里,我们不妨提出一些对应用化学生态学技术进行农田生态系统中害虫的防治可能带来的问题,这将是有益的。

生态学的代价:迄今,已经有不少科学家参与到植物间接防御代价的讨论中。许多专化性的植食性昆虫可利用某些次生代谢物"欺骗"广食性害虫不要到这种寄主植物上来抢夺它的食料。反之,寄主植物也用这种办法来对抗害虫的为害。现在,人类也开始试图模拟同样的手段来防治害虫。诚然,植食性昆虫诱导的挥发物可以引诱天敌,但是应用多种挥发物的"鸡尾酒"来引诱天敌、忌避害虫,这样会不会将一些原来的次要害虫诱来成为主要害虫?

信号的可靠性:HIPVs 是生态系中各种群间化学通讯的载体,具有充分的可靠性。但人类的介入就相当于生产出了"赝品",使用一段时间后害虫会慢慢"聪明"起来,天敌通过学习也会渐渐发觉事实并非如此。原来植物被有害生物为害后才会通过合成特异性挥发物来引诱天敌以保护自己,但人类往往会在没有害虫出现时就人为施用挥发物,而使用生物工程方法培育出的高互益素挥发物量的品种更会随时释放出挥发物。天敌会不会因为受"欺骗"而改变其触角的嗅觉感受范围和阈值?害虫是否会对挥发物产生适应性?

方法的稳定性:使用 HIPVs 进行田间种群控制是一幅美丽的图画,但也有很大的难度。大自然是开放的,如何使挥发物的浓度始终保持在需要的阈值范围内?

尽管上述问题在目前看来很大程度上都是凭空臆想的,但都应在今后的研究工作中予以考虑,防患于未然。人们期待着应用 HIPVs 来控制田间害虫的种群密度,达到有害生物的无害化治理目标。但这个目标能否成功实现,请拭目以待!

参考文献

程家安,唐振华. 2001. 昆虫分子科学. 北京:科学出版社,161.

桂连友. 2004. 外源茉莉酸甲酯对茶树抗虫作用的诱导及其机理. 中国农业科学院研究生院博士学位论文, 1-130.

韩宝瑜,周成松. 2004. 茶梢和茶花信息物引诱有翅茶蚜效应的研究. 茶叶科学, 24:249-254.

鲁玉杰,王霞,娄永根,程家安. 2006. 乙烯信号转导途径在褐飞虱诱导的水稻挥发物释放中的作用. 科学通报, 51:2 146-2 153.

苗进. 2008. 外源 MeSA 诱导茶树防御假眼小绿叶蝉机理的研究. 中国农业科学院研究生院博士学位论文, 1-100.

赵冬香.2001.茶树-假眼小绿叶蝉-蜘蛛间化学、物理通讯机制的研究.杭州:浙江大学博士学位论文.

Agrawal A. A., Janssen A., Bruin J., Posthumu M. A., Sabelis M. W. 2002. An ecological cost of plant defence: Attractiveness of bitter cucumber plants to natural enemies of herbivores. *Ecology Letters*, 5:377-385.

Arimura G., Ozawa R., Shimoda T., Nishioka T., Boland W., Takabyashi J. 2000a. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 406:512-515.

Arimura G. I., Tashiro K., Kuhara S., Nishioka T., Ozawa R., Takabayashi J. 2000b. Gene responses in bean leaves induced by herbivory and by herbivore-induced volatiles. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 277:305-310.

Arimura G. I., Ozawa R., Nishioka T., Boland W., Koch T., Kuhnemann F., Takabayashi J. 2002. Herbivore-induced volatiles induced the emission of ethylene in neighboring lima bean plants. *Plant Journal*, 29:87-98.

Arimura G. I., Ozawa R., Horiuchi T., Nishioka T., Takabayashi J. 2001. Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. *Biochemical systematic and Ecology*, 29:1 049-1 061.

Almeras E., Stolz S., Vollenweider S., Reymond P., Mene-Saffrane L., Farmer E. E. 2003. Reactive electrophile species activate defense gene expression in *Arabidopsis. Plant Journal*, 34:202-216.

Arimura G., Huber D. P. W., Bohlmann J. 2004. Forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*) induce local and systemic diurnal emissions ofterpenoid volatiles in hybrid poplar (*Populus trichocarpa* × *deltoides*): cDNA cloning, functional characterization, and patterns of gene expression of (−)-germacrene D synthase, PtdTPS1. *Plant Journal*, 37:603-616.

Arimura G., Köpke S., Kunert M., Volpe V., David A., Brand P., Dabrowska P., Maffei M. E., Boland W. 2008. Effects of Feeding *Spodoptera littoralis* on Lima Bean Leaves: IV. Diurnal and Nocturnal Damage Differentially Initiate Plant Volatile Emission. *Plant Physiology*, 146:965-973.

Aratchige N. S., Lesna I., Sabelis M. W. 2004. Below-ground plant parts emit herbivore-induced volatiles: olfactory responses of a predatory mite to tulip bulbs infested by rust mites. *Experimental and Applied Acarology*, 33:21-30.

Baldwin I. T., Schultz J. C. 1983. Rapid changes in tree chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 221:277-279.

Baldwin I., Halitschke R., Paschold A., von Dahl C. C., Preston C. 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions: "talking trees" in the genomics era. *Science*, 311:812-815.

Bate N. J., Rothstein S. J. 1998. C6-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defence-related genes. *Plant Journal*, 16:561-569.

Bate N. J., Sivasankar S., Moxon C., Riley J. C. M., Thompson E., Rothstein S. J. 1998. Molecular characterization of an *Arabidopsis thaliana* gene encoding hydroperoxide lyase, a cytochrome P-450 that is wound-inducible. *Plant Physiology*, 117:1 393-1 400.

Bernasconi M. L., Turlings T. C. J., Ambrosetti L., Bassetti P., Dorn S. 1998. Herbivore induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis. Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87:133-142.

Birkett M., Campbell C. A. M., Chamberlain K., Guerrier E., Hick A. J., Martin J. L., Matthes

M. , Napier J. A. , Avdiushko S. A. , Brown G. C. , Dahlman D. L. ,Hildebrand D. F. 1997. Methyl jasmonate exposure induces insect resistance in cabbage and tobacco. *Environmental Entomology*, 26:642-654.

Bohlmann J. , Martin D. , Oldham N. J. , Gershenzon J. 2000. Terpenoid secondary metabolism in *Arabidopsis thaliana*: cDNA cloning, characterization, and functional expression of a myrcene/(E)-β-ocimene synthase. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 375:261-269.

Bolter C. J. , Dicke M. , van Loon J. J. J. , Visser J. H. , Posthumus M. A. 1997a. Attraction of Colorado potato beetle to herbivore damaged plants during herbivory and after its termination. *Journal of Chemical Ecology*, 23:1 003-1 023.

Bolter C. J. , Dicke M. , Loon J. J. A. ,van Visser J. H. , Posthumus M. A. 1997b. Volatiles emitted by àpple fruitlets infested by larvae of the Europen apple sawfly. *Phytochemistry*, 42:373-381.

Bohlmann J. , Steele C. L. , Croteau R. 1997. Monoterpene synthases from grand fir(*Abies grandis*), cDNA isolation, characterization, and functional expression of myrcene synthase, (−)-(4*S*)-Limonene synthase, and(−)-(1*S*, 5*S*)-pinene synthase. *The American Society for Biochemistry and Molecular Biology*, 272:2 1784-2 1792.

Bouwmeester H. J. , Verstappen F. W. A. , Posthumus M. A. , Dicke M. 1999. Spider mite-induced (3*S*)-(*E*)-nerolidol synthase activity in cucumber and lima bean. The first dedicated step in acyclic C11-homoterpene biosynthesis. *Plant Physiology*, 121:173-180.

Bruin J. , Dicke M. , Sabelis M. W. 1992. Plants are better protected against spider-mites after exposure to volatiles from infested conspecifics. *Experientia*, 48:525-529.

Cai Y. , Jia J. W. , Crock J. , Lin Z. X. , Chen X. Y. ,Croteau R. 2002. A cDNA clone for β-caryophyllene synthase from *Artemisia annua*. *Phytochemistry*, 61:523-529.

Campbell C. A. M. , Pettersson J. , Pickett J. A. , Wadhams L. J. , Woodcock C. M. 1993. Spring migration of Damson-Hop aphid, *Phorodon humuli*(Homoptera: Aphididae), and summer host plant-derived semiochemicals released on feeding. *Journal of Chemical Ecology*, 19:1 569-1 576.

Carroll M. J. , Schmelz E. A. , Meagher R. L. , Teal P. E. A. 2006. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 32:1 911-1 924.

Chamberlain K. , Guerrieri E. , Pennacchio F. , Pettersson J. , Pickett J. A. , Poppy G. M. , Powell W. , Wadhams L. J. , Woodcock C. M. 2001. Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere? *Biochemical Systematics and Ecology*, 29:1 063-1 074.

Choh Y. , Kugimiya S. , Takabayashi J. 2006. Induced production of extrafloral nectar in intact lima bean plants in response to volatiles from spider mite-infested conspecific plants as a possible indirect defense against spider mites. *Oecologia*, 147:455-460.

Choudhary D. K. , Johri B. N. , Prakash A. 2008. Volatiles as priming agents that initiate plant growth and defense responses. *Current Science*, 94:595-604.

Cipollini D. F. , Redman A. A. 1999. Age-dependent effects of jasmonic acid treatment and wind exposure on foliar oxidase activity and insect resistance in tomato. *Journal of Chemical Ecology*, 25:271-281.

Colby S. M. , Alonso W. R. , Katahira E. J. , McGarvey D. J. , Croteau R. 1993. 4*S*-limonene synthase from the oil glands of spearmint(*Mentha spicata*). cDNA isolation, characterization, and bac-

terial expression of the catalytically active monoterpene cyclase. *The Journal of Biological Chemistry*, 268:23 016-23 024.

Crock J., Wildung M., Croteau R. 1997. Isolation and bacterial expression of a sesquiterpene synthase cDNA clone from peppermint(*Mentha piperita* L.) that produces the aphid alarm pheromone (*E*)-β-farnesene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94:12 833-12 838.

De Boer J. G., Dicke M. 2004. The role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology*, 30:255-271.

De Boer J. G., Posthumus M. A., Dicke M. 2004. Identification of volatiles that are used in discrimination between plants infested with prey or non-prey herbivores by a predatory mite. *Journal of Chemical Ecology*, 30:2 215-2 230.

Degenhardt D. C., Lincoln D. E. 2006. Volatile emissions from an odorous plant in response to herbivory and methyl jasmonate exposure. *Journal of Chemical Ecology*, 32:725-743.

Degenhardt J., Gershenzon J. 2000. Demonstration and characterization of(*E*)-nerolidol synthase from maize:a herbivore-inducible terpene synthase participating in(3*E*)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene biosynthesis. *Planta*, 210:815-822.

Delphia C. M., Mescher M. C., De Moraes C. M. 2007. Induction of plant volatiles by herbivores with different feeding habits and the effects of induced defenses on host—Plant selection by thrips. *Journal of Chemical Ecology*, 33:997-1 012.

De Moraes C. M., Lewis W. J., Paré P. W., Alborn H. T., Tumlinson J. H. 1998. Herbivore infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393:570-573.

De Moraes C. M., Mescher M. C., Tumlinson J. H. 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410:577-580.

Dicke M., Van Beek T. A., Posthumus M. A., Ben Dom N., Van Bokhoven H., De Groot A. E. 1990a. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator—prey interactions:Involvement of host plant in its production. *Journal of Chemical Ecology*, 16:381-396.

Dicke M., Sabelis M. W., Takabayashi J., Bruin J., Posthumus M. A. 1990b. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals:prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology*, 16:3 091-3 118.

Dicke M., Gols R., Ludeking D., Posthumus M. A. 1999. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *Journal of Chemical Ecology*, 25:1 907-1 922.

Dicke M. 1999. Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91:131-142.

Dicke M., van Loon J. J. A. 2000. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97:237-249.

Dicke M., Dijkman H. 2001. Within-plant circulation of systemic elicitor of induced defence and release from roots of elicitor that affects neighbouring plants. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29:1 075-1 087.

Dicke M., Hilker. 2003. Induced plant defences:from molecular biology to evolutionary ecology. *Basic Applied Ecology*, 3:3-14.

Dicke M. , van Poecke R. M. P. 2002. Signaling in plant-insect interactions: Signal transduction in direct and indirect plant defensc// Scheel D. , Wasternack C. *Plant signal transduction*. Oxford: Oxford University Press, 289-316.

Du Y. J. , Poppy G. M. , Powell W. , Pickett J. A. , Wadhams L. J. , Woodcock C. 1998. Identification of semiochcmicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi. Journal of Chemical Ecology*, 24: 1 561-1 573.

Dudareva N. , Cseke L. , Blanc V. M. , Pichersky E. 1996. Evolution of floral scent in Clarkia: novel patterns of *S*-linalool synthase gene expression in the *C. breweri* flower. *Plant Cell*, 8: 1 137-1 148.

Dudareva N. , Negre F. , Nagegowda D. A. , Orlova I. 2006. Plant Volatiles: Recent advances and future perspectives. *Taylor & Francis*, 25: 417-440.

Lou Y. , Baldwin I. T. 2003. Manduca sexta recognition and resistance among allopolypoid *Nicotiana* host plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 14 581-14 586.

Engelberth J. , Alborn H. T. , Schmelz E. A. , James H. T. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 1 781-1 787.

Farmer E. E. , Ryan C. A. 1990. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87: 7 713-7 716.

Farmer E. E. 2001. Surface-to-air signals. *Nature*, 411: 854-856.

Farag M. A. , Paré W. P. 2002. C6-Green leaf volatiles trigger local and systemic VOC emissions in tomato. *Phytochemistry*, 61: 545-554.

Farag M. A. , Fokar M. , Abol H. , Zhang H. , Allen R. D. , ParéP. W. 2005. (*Z*)-3-Hexenol induces defence genes and downstream metabolites in maize. *Planta*, 220: 900-909.

Frey M. , Stettner C. , Parc P. W. , Schmelz E. A. , Tumlinson J. H. , Gierl A. 2000. An herbivore elicitor activates the gene for indole emission in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 14 801-14 806.

Fukushima J. , Kainoh Y. , Honda H. , Takabayash J. 2002. Learning of herbivore-induced and nonspecific plant volatiles by a parasitoid, *Cotesia kariyai. Journal of Chemical Ecology*, 28: 579-586.

Geervliet J. B. F. , Vet L. E. M. , Dicke M. 1994. Volatiles from damaged plants as major cues in long-range host searching by the specialist parasitoid *Cotesia rubecula. Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73: 289-297.

Gouinguenc S. P. , Turlings T. C. J. 2002. The effect of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. *Plant Physiology*, 129: 1 296-1 307.

Guerricri E. , Poppy G. M. , Powell W. , Rao R. , Pennacchio F. 2002. Plant-to-plant communication mediating in-flight oricntation of *Aphidius ervi. Journal of Chemical Ecology*, 28: 1 703-1 715.

Halitschke R. , Schittko U. , Pohncrt G. , Boland W. , Baldwin I. T. 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. Ⅲ. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiology*, 125: 711-717.

Han B. , Chen Z. M. 2002. Behavioral and electrophysiological responses of natural enemies to syno-

mones from tea shoots and kairomones from tea aphids, *Toxoptera aurantii. Journal of Chemical Ecology*, 28:2 203-2 219.

Heil M. 2004. Direct defense or ecological costs: responses of herbivorous beetles to volatiles released by wild lima bean. *Journal of Chemical Ecology*, 30:1 289-1 295.

Heit G. E., Cohen G., Mareggiani G. 2008. Impact of ordor on *Cycloneda sanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae) searching behavior. *Cienciae Investigation Agraria*, 35:205-210.

Hoballah M. E. F., Turlings T. C. J. 2001. Experimental evidence that plants under caterpillar attack may benefit from attracting parasitoids. *Evolutionary Ecology Research*, 3:553-565.

Hu Y. H., Leung D. W. M., Kang L., Wang C. Z. 2008. Diet factors responsible for the change of the glucose oxidase activity in labial salivary glands of *Helicoverpa armigera*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 68:113-121.

Iijima Y., Gang D. R., Fridman E., Lewinsohn E., Pichersky E. 2004. Characterization of geraniol synthase from the peltate glands of sweet basil. *Plant Physiology*, 134:370-379.

James D. G. 2003a. Field evaluation of herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects: methyl salicylate and the green lacewing, *Chrysopa nigricornis*. *Journal of Chemical Ecology*, 29:1 601-1 609.

James D. G. 2003b. Synthetic herbivore-induced plant volatiles as field attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology*, 32:977-982.

James D. G., Price T. S. 2004. Field-testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *Journal of Chemical Ecology*, 30:1 595-1 610.

James D. G. 2005. Further field evaluation of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Journal of Chemical Ecology*, 31:493-508.

Johnson P., Ecker J. R. 1998. The ethylene gas signal pathway in plants: A molecular perspective. *Annual Review of Genetics*, 32:227-254.

Kahl J., Siemens D. H., Aerts R. J., Gäbler R., Kühnemann F., Preston C. A., Baldwin I. T. 2000. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not an indirect defenses against and adapted herbivore. *Planta*, 210:336-342.

Kalberer N. M., Turlings T. C. J., Rahier M. 2001. Attraction of a leaf beetle (*Oreina cacaliae*) to damaged host plants. *Journal of Chemical Ecology*, 27:647-661.

Kappers I. F., Aharoni A., van Herpen T. W. J. M., Luckerhoff L. L. P., Dicke M., Bouwmeester H. J. 2005. Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis*. *Science*, 309:2 070-2 072.

Karban R., Baldwin I. T., Baxter K. J., Laue G., Felton G. W. 2000. Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 125:66-71.

Karban R. 2001. Communication between sagebrush and wild tobacco in the field. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29:995-1 005.

Karban R., Baxter K. J. 2001. Induced resistance in wild tobacco with clipped sagebrush neighbors: the role of herbivore behavior. *Journal of Insect Behavior*, 14:147-156.

Kessler A., Baldwin I. T. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291:2 141-2 144.

Karban R. , Maron J. 2002. The fitness consequences of interspecific eavesdropping between plants. *Ecology*, 83:1 209-1 213.

Karban R. , Maron J. , Felton G. W. , Ervin G. , Eichenseer H. 2003. Herbivore damage to sagebrush induces resistance in wild tobacco: evidence for eavesdropping between plants. *Oikos*, 100: 325-332.

Kessler A. , Halitschke R. , Diezel C. , Baldwin I. T. 2006. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, 148: 280-292.

Koch T. , Krumm T. , Jung V. , Engelberth J. , Boland W. 1999. Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid-signaling patheway. *Plant Physiology*, 121:153-162.

Kollner T. G. , Schnee C. , Gershenzon J. , Degenhardt J. 2004. The sesquiterpene hydrocarbons of maize(*Zea mays*)form five groups with distinct developmental and organ-specific distributions. *Phytochemistry*, 65:1 895-1 902.

Kost C. , Heil M. 2006. Priming of indirect defences. *Ecology Letters*, 9:813-817.

Kundsen J. T. , Gershenzon J. 2006. The chemical diversity of floral scent//Dudareva N. , Pichersky E. *Biology of Floral Scent*. Boca Raton[u. a.]:Taylor & Francis, 27-52.

Landmann C. , Fink B. , Festner M. , Dregus M. , Engel K. H. , Schwab W. 2007. Cloning and functional characterization of three terpene synthases from lavender(*Lavandula angustifolia*). *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 465:417-429.

Leon J. , Royo J. , Vancanneyt G. , Sanz C. , Silkowski H. , Griffiths G. , Sanchex-Serrano J. J. 2002. Lipoxygenase H1 gene silencing reveals a specific role in supplying fatty acid hydroperoxides for aliphatic aldehyde production. *Journal of Biological Chemistry*, 277:416-423.

Loughrin J. H. , Manukuan A. , Heath R. R. , Turlings T. C. J. , Tumlinson J. H. 1994. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91:11 836-11 840.

Loughrin J. H. , Potter D. A. , Hamilton-Kemp T. R. , Byers M. E. 1996. Role of feeding-induced plant volatiles in aggregative behavior of the Japanese beetle(Coleoptera, Scarabaeidae). *Environmental Entomology*, 25:1 188-1 191.

Losel P. M. , Lindemann M. , Scherkenbeck J. , Maier J. , Engelhard B. , Campbell C. A. M. , Hardie J. , Pickett J. A. , Wadhams L. J. , Elbert A. 1996. The potential of semiochemicals for control of *Phorodon humuli*(Homoptera:Aphididae). *Pesticide Science*, 48:293-303.

Mattiacci L. , Dicke M. , Posthumus M. A. 1994. Induction of parasitoid attracting synomone in Brussel sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae:Role of mechanical damage and herbivore elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, 20:2 229-2 247.

McCall P. J. , Turlings T. C. , Lewis W. J. , Tumlinson J. H. 1993. Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microplitis croceipes cresson*(Braconidae:Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior*, 6:625-639.

Meiners T. , Hilker M. 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *Journal of Chemical Ecology*, 26:221-232.

Miksch M. , Boland W. 1996. Airborne methyl jasmonate stimulates the biosynthesis of furano-couma-

rins in the leaves of celery plants *Apium graveolens*. *Experientia*, 52:739-743.

Neveu N., Grandgirard J., Nenon J. P., Cortesero A. M. 2002. Systemic release of herbivore-induced plant volatiles by turnips infested by concealed root-feeding larvae *Delia radicum* L. *Journal of Chemical Ecology*, 28:1 717-1 732.

Ninkovic V., Ahmed E., Glinwood R., Pettersson J. 2003. Effects of two types of semiochemical on population development of the bird cherry oat aphid *Rhopalosiphum padi* in a barley crop. *Agricultural and Forest Entomology*, 5:27-33.

Ozawa R., Shimoda T., Kawaguchi M., Arimura G., Horiuchi J., Nishioka T., Takabayashi J. 2000b. *Lotus japonicus* infested with herbivorous mites emits volatile compounds that attract predatory mites. *Journal of Plant Research*, 113:427-433.

Pallini A., Janssen A., Sabelis M. W. 1997. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia*, 110:179-185.

Par P. W., Tumlinson J. H. 1997. De novo biosynthesis of volatiles produced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiology*, 114:1 161-1 167.

Paré P. W., Farag M. A. 2008. Natural enemy attraction to plant volatiles. *Encyclopedia of Entomology*, doi:10.1007/978-1-4020-6359-6-2150.

Pareja M., Moraes M. C. B., Clark S. J., Birkett M. A., Powell W. 2007. Response of the Aphid parasitoid *Aphidius funebris* to volatiles from undamaged and Aphid-infested *Centaurea nigra*. *Journal of Chemical Ecology*, 33:695-710.

Pearce G., Strydom D., Johnson S., Ryan C. A. 1991. A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible inhibitor proteins. *Science*, 253:895-898.

Pettersson J., Pickett J. A., Pye B. J., Quiroz A., Smart L. E., Wadhams L. J., Woodcock C. M. 1994. Winter host component reduces colonization by birdcherry oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae), an other aphids in cereal fields. *Journal of Chemical Ecology*, 20:2 565-2 574.

Phillips M. A., Wildung M. R., Williams D. C., Hyatt D. C., Croteau R. 2003. cDNA isolation, functional expression, and characterization of (+)-α-pinene synthase and (−)-α-pinene synthase from loblolly pine (*Pinus taeda*): Stereocontrol in pinene biosynthesis. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 411:267-276.

Pickett J. A., Rasmussen H. B., Woodcock C. M., Matthes M., Napier J. A. 2003. Plant stress signaling: understanding and exploiting plant-plant interactions. *Biochemical Society Transactions*, 31:123-127.

Preston C. A., Laue G., Baldwin I. T. 2001. Methyl jasmonate is blowing in the wind, but can it act as a plant-plant airborne signal? *Biochemical Systematics and Ecology*, 29:1 007-1 023.

Preston C. A., Laue G., Baldwin I. T. 2004. Plant plant signaling: application of *trans*- or *cis*-methyl jasmonate equivalent to sagebrush releases does not elicit direct defenses in native tobacco. *Journal of Chemical Ecology*, 30:2 193-2 214.

Price P. W., Bouton C. E., Gross P., Mcpher B. A., Thompson J. N., Weis A. E. 1980. Interactions among three trophic levels—influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:41-65.

Putten W. H., Wet L. E., Harvey J. A., W ckers F. L. 2001. Linking above- and belowground multi-

trophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology & Evolution*, 16:547-554.

Quiroz A., Pettersson J., Pickett J. A., Wadhams L. J., Niemeyer H. M. 1997. Semiochemicals mediating spacing behavior of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*, feeding on cereals. *Journal of Chemical Ecology*, 23:2 599-2 607.

Rasmann S., Turlings T. C. J. 2007. Simultaneous feeding by aboveground and belowground herbivores attenuates plant-mediated attraction of their respective natural enemies. *Ecology Letters*, 10: 926-936.

Rasmann S., Kollner T. G., Degenhardt J., Hiltpold I., Gershenzon J., Turlings T. C. J. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434:732-737.

Raupp M. J., Denno R. F. 1984. The suitability of damaged willow leaves as food for the leaf beetle, *Plagiodera versicolora*. *Ecological Entomology*, 9:443-338.

Ringer K. L., Davis E. M., Croteau R. 2005. Monoterpene metabolism. Cloning, expression, and characterization of(2)-isopiperitenol/(2)-carveol dehydrogenase of peppermint and spearmint. *Plant Physiology*, 137:863-872.

Ross J. R., Nam K. H., D'Auria J. C., Pichersky E. 1999. *S*-adenosyl-L-methionine: salicylic acid carboxyl methyl transferase, an enzyme involved in floral scent production and plant defense, represents a new class of plant methyltransferases. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 367:9-16.

Rovira A. D. 1969. Plant root exudates. *Botanical Review*, 35:35-57.

Ruther J., Kleier S. 2005. Plant-plant signaling: ethylene synergizes volatile emission in *Zea mays* induced by exposure to(*Z*)-3-hexen-1-01. *Journal of Chemical Ecology*, 31:2 217-2 222.

Ruther J., Furstenau B. 2005. Emission of herbivore-induced volatiles in absence of a herbivore-response of *Zea mays* to green leaf volatiles and terpenoids. *Zeitschrift fur Naturforschung*, 60: 743-756.

Sanchez-Hernandez C., Lopez M. G., Delano-Frier J. P. 2006. Reduced levels of volatile emissions in jasmonate-deficient spr2 tomato mutants favour oviposition by insect herbivores. *Plant, Cell & Environment*, 29:546-557.

Saona C. R., Craft S. J., Par P. W., Henneberry T. J. 2001. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants. *Journal of Chemical Ecology*, 27:679-695.

Schmelz E. A., Alborn H. T., Engelberth J., Tumlinson J. H. 2003. Nitrogen deficiency increases volicitin-induced volatiles emission, jasmonic acid accumulation, and ethylene sensitivity in maize. *Plant Physiology*, 133:295-306.

Schnee C., Kollner T. G., Gershenzon J., Degenhard J. 2002. The Maize Gene Terpene Synthase 1 Encodes a Sesquiterpene Synthase Catalyzing the Formation of(*E*)-β-Farnesene, (*E*)-Nerolidol, and (*E*,*E*)-Farnesol after Herbivore Damage. *Plant Physiology*, 130:2 049-2 060.

Schnee C., Kollner T. G., Held M., Turlings T. C. J. 2006. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103:1 129-1 134.

Scutarcanu P., Drukker B., Bruin J., Posthumus M. A., Sabelis M. W. 1997. Volatiles from Psylla-infested pear trees and their possible involvement in attraction of anthocorid predators. *Journal of Chemical Ecology*, 23:2 241-2 260.

Seo H. S. , Song J. T. , Cheong J. J. , Lee Y. H. , Lee Y. W. , Hwang I. , Lee J. S. , Choi Y. D. 2001. Jasmonic acid carboxyl methyltransferase: a key enzyme for jasmonate-regulated plant responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 4 788-4 793.

Shiojiri K. , Takabayashi J. , Yano S. , Takafuji A. 2002. Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. *Ecology Letters*, 5:186-192.

Shiojiri K. , Takabayashi J. 2003. Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: encounter-dilution effects in a tritrophic interaction. *Ecological Entomology*, 28: 573-578.

Shiojiri K. , Ozawa R. , Takabayashi J. 2006. Plant volatiles, rather than light, determine the nocturnal behavior of a caterpillar. *Plos Biology*, 164:1 044-1 047.

Shulaev V. , Silverman P. , Raskin I. 1997. Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, 385:718-721.

Siqueira J. C. , Fernandes K. V. S. , Machado O. L. T. , Cunha M. , Gomes V. M. , Moura D. , Jacinto T. 2002. 87 kDa tomato cystatin exhibits properties of a defense protein and forms protein crystals in prosystemin overexpressing transgenic plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 40:247-254.

Sivasankar S. , Sheldrick B. ,Rothstein S. J. 2000. Expression of allene oxide synthase determines defense gene activation in tomato. *Plant Physiology*, 122:1 335-1 342.

Steinberg S. , Dicke M. , Vet L. E. M. , Wanningen R. 1992. Response of the braconid parasitoid *Cotesia* (=*Apanteles*) *glomerata* to volatile infochemicals: effects of bioassay set-up, parasitoid age and experience and barometric flux. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 63:163-175.

Steinberg S. , Dicke M. , Vet L. E. 1993. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Chemical Ecology*, 19:47-59.

Suzuki Y. , Sakai H. , Shimada T. , Omura M. , Kumazawa S. , Nakayama T. 2008. Characterization of terpinene synthase from *Citrus unshiu*(Satsuma mandarin). *BioFactors*, 21:79-82.

Takabayashi J. , Dicke M. , Takahashi S. , Posthumus M. A. , van Beek T. A. 1994. Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. *Journal of Chemical Ecology*, 20:373-386.

Thaler J. S. , Stout M. J. , Karban R. , Duffey S. S. 1996. Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants, *Lycopersicon esculentum*, in the laboratory and field. *Journal of Chemical Ecology*, 22:1 767-1 781.

Thaler J. S. 1999. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 399:686-688.

Thaler J. S. 2002. Effect of jasmonate-induced plant responses on the natural enemies of herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 71:141-150.

Tijet N. , Schneider C. , Muller B. L. , Brash A. R. 2001. Biogenesis of volatile aldehydes from fatty acid hydroperoxides: molecular cloning of a hydroperoxide lyase(CYP74C) with specificity for both the 9- and 13-hydroperoxides of linoleic and linolenic acids. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 386:281-289.

Ton J. , D'Alessandro M. , Jourdie V. , Jakab G. , Karlen D. , Held M. , Turings T. C. J. 2007. Prim-

ing by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. *The Plant Journal*, 49:16-26.

Tscharntke T. , Thiessen S. , Dolch R. , Boland W. 2001. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29:1 025-1 047.

Turlings, T. C. J. , Tumlinson, J. H. , Lewis W. J. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250:1 251-1 252.

Turlings T. C. J. , Wäckers F. L. , Vet L. E. M. , Lewis W. J. , Tumlinson J. H. 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids//Papaj D. R. , Lewis A. C. *Insect Learning*. New York:Chapman & Hall, 51-78.

Turlings T. C. J. , Loughrin J. H. M. , McCall P. J. , Rose U. S. R. , Lewis W. J. , Tumlinson J. H. 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America*, 92:4 169-4 173.

Turlings T. C. , Benrey B. 1998. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasp. *Eco-science*, 5:321-333.

Yan Z. G. , Wang C. Z. 2006. Wound-induced green leaf volatiles cause the release of acetylated derivatives and a terpenoid in maize. *Phytochemistry*, 67:34-42.

Vancanneyt G. , Sanz C. , Farmaki T. , Paneque M. , Ortego F. , Castanera P. 2001. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America*, 98:8 139-8 144.

van Loon J. J. A. , de Boer J. G. , Dicke M. 2000. Parasitoid-plant mutualism:parasitoid attack of herbivore increases plant reproduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97:219-227.

van Poecke R. M. P. , Posthumus M. A. , Dicke M. 2001. Herbivore-induced volatile production by *Arabidopsis thaliana* leads to attraction of the parasitoid *Cotesia rubecula*: chemical, behavioral, and gene-expression analysis. *Journal of Chemical Ecology*, 27:1 911-1 928.

van Poecke R. M. P. , Dicke M. 2002. Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana*: involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway. *Journal of Experimental Botany*, 53:1 793-1 799.

van Tol R. W. H. M. , van der Sommen A. T. C. , Boff M. I. C, Bezooijen J. V. , Sabelis M. W. , Smits P. H. 2001. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters*, 4:292-294.

Vet L. E. M. , Dicke M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37:141-172.

Visser J. H. 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31:121-144.

Weber H. , Chetelat A. , Reymond P. , Farmer E. E. 2004. Selective and powerful stress gene expression in *Arabidopsis* in response to malondialdehyde. *The Plant Journal*, 37:877-888.

Wegener R. , Schulz S. , Meiners T. , Hadwich K. , Hilker M. 2001. Analysis of volatiles induced by oviposition of elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* on *Ulmus minor*. *Journal of Chemical Ecology*, 27:499-515.

Zong N. , Wang C. Z. 2004. Induction of nicotine in tobacco by herbivory and its relation to glucose oxidase activity in the labial gland of three noctuid caterpillars. *Chinese Science Bulletin*, 49:1 596-1 601.

Zong N. , Wang C. Z. 2007. Larval feeding induced defensive responses in tobacco: comparison of two sibling species of *Helicoverpa* with different diet breadths. *Planta*, 226:215-224.

植食性昆虫对寄主植物的选择

第6章

王琛柱[1]　黄玲巧[1]

摘　要

植食性昆虫对寄主植物的选择是一个链式反应过程，主要包括行为选择和生理表现两个环节。对全变态昆虫而言，在行为选择环节，成虫需要凭借视觉、嗅觉、味觉、触觉等感觉通道对植物所产生的刺激进行编码内导，最后通过神经中枢的解码和综合，并根据遗传所形成的模板和生理状态，做出是否在植物上产卵的决定。在生理表现环节，幼虫需要进一步实现对植物营养成分的获取、消化和利用以及对次生性物质的代谢适应，这关系到昆虫能否在植物上生长繁育和建立种群。从进化的角度看，自然选择应有利于成虫的行为选择与幼虫的生理表现相统一的植食性昆虫，然而实际上并非总是如此。成虫选择与幼虫表现相关性强的昆虫倾向于成为专食性的种类，而成虫选择与幼虫表现相关性弱的则倾向于成为广食性的种类。植食性昆虫的寄主范围演化的过程伴随着昆虫寄主转移，在很多因素的作用下导致很多昆虫的寄主范围变窄，而有的却变广。决定植食性昆虫寄主选择的因素很多，但核心因素当数植物的化学组成，尤其是植物次生物质的作用。

---

① 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京 100101，E-mail：czwang@ioz.ac.cn（王琛柱）

前言

在地球的陆地生态系统,植物和昆虫是占统治地位的两大生物类群。植物拥有最大的生物量,物种总数估计为30万种,约占地球物种总数的14.3%(麦加文,2002)。在生态食物链中,植物处于基础营养层,通过光合作用把水和二氧化碳变成糖类和氧气,为动物提供基本的营养和能量。昆虫拥有最大的物种多样性,种类超过100万种,约占地球物种总数的56.3%,而其中有至少40万种是取食植物的所谓植食性昆虫。这些植食者分布在昆虫纲的8个目,包括鞘翅目、双翅目、半翅目、膜翅目、鳞翅目、直翅目、竹节虫目和缨翅目(Strong *et al.*, 1984)。每个目中植食性昆虫物种所占比例不同,在鳞翅目、直翅目和竹节虫目中几乎100%的种类取食植物,半翅目中植食者占90%,鞘翅目中占35%,双翅目中占30%,膜翅目中占11%。由于各个目昆虫种类的数目差异很大,植食性昆虫的种数以属全变态的鞘翅目和鳞翅目中最多,均超过10万种。

昆虫以植物为寄主,不仅从植物获得营养物质,还占领植物形成的小生境,作为生活场所(钦俊德, 1987)。它们有的终生寄生在植物的外表或内部的器官组织中,成为寄生物,例如小蠹寄生于松树。有的在生活史的一定阶段寄生在植物上,以后自由生活,例如很多鳞翅目和双翅目的种类。这种植物与昆虫的生态关系是一种最基本的寄生关系,本章将主要讨论植食性昆虫与寄主之间这种寄生关系的建立和演化。

一、植食性昆虫的寄主范围

如果比较植物与植食性昆虫的物种数量,不难算出每种植物上平均至少有一种昆虫在取食。事实上,有的昆虫仅仅取食一种植物,而有的昆虫取食分属不同科的很多种植物。但是,没有一种植物可被所有昆虫取食,也没有一种昆虫能取食所有植物,每种昆虫都有自己的寄主范围。昆虫一般根据取食植物种类的多少,分为单食性(monophagy)、寡食性(oligophagy)和多食性(polyphagy)。少数的昆虫种类只选择一种植物取食,称为单食性昆虫;有的可取食同一个科的数种植物,称为寡食性昆虫;而有的可取食不同科的多种植物,称为多食性昆虫。这是学者为研究之需要划分的,其实三类昆虫之间没有明显的界线。

严格的单食性昆虫并不多见,不少昆虫取食同一个属的数种植物,我们一般把这些昆虫也当作单食性昆虫。单食性昆虫如三化螟[*Tryporyza incertulas*(Walker)],专食水稻(*Oryza sativa* L.),造成枯心苗、白穗,严重时几乎颗粒无收,是水稻的重要害虫。但是,该虫也偶尔取食野生稻(*Oryza rufipogon* W. Griffith)。单食性昆虫可用于控制某些杂草,如甲虫(*Chrysolina quadrigemina*)只取食金丝桃属(*Hypericum*)杂草,可用来生物防治贯叶连翘(*H. perforatum*)(Campbell and McCaffrey, 1991)。寡食性昆虫如马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*),取食14种植物,而这些植物都属茄科(Solanaceae),多数是茄属(*Solanum*)植物(Hsiao, 1978)。有的昆虫主要

取食来自一个科的植物，但也能取食其他科的某种植物，因为其寄主植物中含有某种（或某些）相同的化学物质，一般把这种昆虫也归入寡食性昆虫，如菜粉蝶（*Pieris rapae*），主要取食十字花科（Brassicaceae）植物，但它也取食旱金莲科（Tropaeolaceae）的旱金莲，因为这种植物中也含有十字花科植物中的硫代葡萄糖苷。多食性的昆虫如沙漠蝗（*Schistocerca gregaria*）、海灰翅夜蛾（*Spodoptera littoralis*），前者能取食来自 49 个科的 100 余种植物，而后者能取食不同科的 400 余种植物。值得指出的是，即使是多食性昆虫，对不同的寄主植物、同一寄主植物的不同组织的喜好程度又可能差异很大。

一般的，近缘的种属或科的昆虫之间享有相同或相似的寄主植物，这反映了它们具有相同的系统发育史根源。不过，有的昆虫亲缘关系很近，但有截然不同的寄主范围，典型的例子是棉铃虫［*Helicoverpa armigera*（Hubner）］和烟青虫（*H. assulta* Quenee）（表 6.1）。前者取食至少 40 科 200 余种植物，包括棉花、番茄、玉米、小麦、花生等农作物，而后者只取食同属于茄科的烟草、辣椒以及酸浆属 *Physalis* 的数种植物（柏立新等，1997；Zalucki *et al.*，1986）。

表 6.1　寡食性烟青虫和多食性棉铃虫的寄主范围比较

昆虫种类	寄主植物	学名	发生情况
烟青虫	**茄科**	**Solanaceae**	
	辣椒	*Capsicum frutescens*	主要寄主，常有发生
	烟草	*Nicotiana tabacum*	主要寄主，常有发生
	灯笼草	*Physalis minima*	有记录
	秘鲁灯笼草	*P. peruviana*	有记录
	酸浆	*P. virginiana*	有记录
棉铃虫	**番杏科**	**Aizoaceae**	
	假海马齿	*Trianthema portulacastrum*	有记录
	苋科	**Amaranthaceae**	
	苋菜	*Amaranthus mangostanus*	有记录
	繁穗苋	*Amaranthus paniculatus*	有记录
	马齿苋	*Portulaca oleracea*	有记录
	杜鹃花科	**Bignoniaceae**	
	硬骨凌霄	*Tecomaria capensis*	有记录
	紫草科	**Boraginaceae**	
	蓝蓟	*Echium plantagineum*	有记录

昆虫种类	寄主植物	学名	发生情况
	大麻科	**Cannabinaceae**	
	大麻	*Cannabis sativa*	有记录
	葎草	*Humulus japonicus*	偶有发生
	番木瓜科	**Caricaceae**	
	番木瓜	*Carica papaya*	有记录
	石竹科	**Caryophyllaceae**	
	康乃馨	*Dianthus caryophyllus*	有记录
	藜科	**Chenopodiaceae**	
	甜菜	*Beta vulgaris*	有记录
	小藜	*Chenopodium serotinum*	有记录
	藜	*Chenopodium album*	有记录
	菠菜	*Spinacia oleracea*	有记录
	猪毛菜	*Salsola collina*	有记录
	碱蓬	*Suaeda glauca*	有记录
	菊科	**Compositae**	
	牛蒡	*Arctium lappa*	有记录
	黄花蒿	*Artemisia annua*	有记录
	鬼针草	*Bidens pilosa*	有记录
	翠菊	*Callistephus chinensis*	有记录
	红花	*Carthamus lanatus*	有记录
	茼蒿	*Chrysanthemum coronarium*	有记录
	小丽花	*Dahlia pinnata*	有记录
	菊花	*Dendranthema morifolium*	偶有发生
	鳢肠	*Eclipta prostrate*	有记录
	非洲菊	*Gerbera jamesonii*	有记录
	向日葵	*Helianthus annuus*	主要寄主,常有发生
	洋姜	*Helianthus tuberosus*	有记录
	蒲公英	*Taraxacum mongolicum*	有记录
	莴苣	*Lactuca sativa*	有记录
	苍耳	*Xanthium pinnata*	有记录

续表

昆虫种类	寄主植物	学名	发生情况
	美洲刺苍耳	*X. spinosum*	有记录
	小飞蓬	*Comnyza canadensis*	有记录
	苦苣菜	*Sonchus oleraceus*	有记录
	旋花科	**Convolvulaceae**	
	蕹菜	*Ipomoea aquatica*	有记录
	甘薯	*Ipomoea batatas*	偶有发生
	牵牛花	*Pharhiris nil qianniuhua*	主要寄主,常有发生
	十字花科	**Cruciferae**	
	白菜	*Brassica camperstris* ssp. *pekinens*	有记录
	油菜	*Brassica napus*	有记录
	黑芥	*B. nigra*	有记录
	甘蓝	*B. oleracea* var. *capitata*	有记录
	西兰花	*B. oleracea* var. *italica*	有记录
	芜菁	*Brassica rapa*	有记录
	萝卜	*Raphanus sativus*	有记录
	葫芦科	**Cucurbitaceae**	
	冬瓜	*Carangoides chrysophrys*	有记录
	西瓜	*Citrullus lantanus*	偶有发生
	甜瓜	*Cucumis melo*	有记录
	黄瓜	*C. sativus*	偶有发生
	南瓜	*Cucurbita moschata*	偶有发生
	西葫芦	*C. pepo*	主要寄主,常有发生
	金瓜	*C. p. medullosa*	有记录
	丝瓜	*Luffa cylindrical*	有记录
	薯蓣科	**Dioscoreaceae**	
	山药	*Dioscorea polystachya*	有记录
	大戟科	**Euphorbiaceae**	
	红穗铁苋	*Acalypha hispida*	有记录
	红桑	*A. wilkensiana*	有记录

昆虫种类	寄主植物	学名	发生情况
	蓖麻	*Ricinus communis*	有记录
	禾本科	**Gramineae**	
	荩草	*Arthraxon hispidus*	有记录
	大麦	*Hordeum vulgare*	有记录
	水稻	*Oryza sativa*	有记录
	黍子	*Panicum miliaceum*	有记录
	芦苇	*Phragmites communis*	有记录
	甘蔗	*Saccharum officinarum*	有记录
	狗尾草	*Setaria viridis*	有记录
	高粱	*Sorghum bicolor*	主要寄主,常有发生
	小麦	*Triticum aestivum*	主要寄主,常有发生
	玉米	*Zea mays*	主要寄主,常有发生
	茭白	*Zizania caduciflora*	偶有发生
	鸢尾科	**Iridaceae**	
	剑兰	*Gladiolus* sp.	有记录
	唇形科	**Labiatae**	
	薄荷	*Mentha* sp.	有记录
	紫苏	*Perilla crispa*	偶有发生
	豆科	**Leguminosae**	
	紫穗槐	*Amorpha fruticosa*	有记录
	花生	*Arachis hypogaea*	偶有发生
	紫云英	*Astragalus sinicus*	偶有发生
	木豆	*Cajanus cajan*	主要寄主,常有发生
	刀豆	*Canavalia gladiata*	有记录
	距瓣豆	*Centrosema pubescens*	有记录
	鹰嘴豆	*Cicer arietinum*	主要寄主,常有发生
	咖啡	*Coffea arabica*	有记录
	小扁豆	*Dolichos minima*	有记录
	大豆	*Glycine max*	主要寄主,常有发生
	野大豆	*Glycine soja*	有记录

续表

昆虫种类	寄主植物	学名	发生情况
	扁豆	*Lablab purpureus*	有记录
	香豌豆	*Lathyrus odoratus*	有记录
	羽扇豆	*Lupinus* sp.	有记录
	宽翼豆	*Macroptilium lathyroides*	有记录
	野苜蓿	*Medicago falcata*	有记录
	南苜蓿	*Medicago polymorpha*	有记录
	苜蓿	*Medicago sativa*	主要寄主,常有发生
	草木樨	*Melilotus suaveolens*	有记录
	菜豆	*Phaseolus vulgaris*	偶有发生
	豌豆	*Pisum sativum*	偶有发生
	田菁	*Sesbania cannabina*	有记录
	田菁	*S. simpliciuscula*	有记录
	苕子	*Vicia dasycarpa*	偶有发生
	蚕豆	*Vicia faba*	偶有发生
	赤豆	*Vigna angularis*	有记录
	绿豆	*Vigna radiate*	偶有发生
	豇豆	*Vigna unguiculata*	偶有发生
	百合科	**Liliaceae**	
	大葱	*Allium fistulosum* var. *giganteum*	有记录
	芦笋	*Asparagus officinalis*	偶有发生
	金针菜	*Hemerocallis citrina*	有记录
	亚麻科	**Linaceae**	
	亚麻	*Linum usitatissimum*	主要寄主,常有发生
	芭蕉科	**Musaceae**	
	香蕉	*Musa acuminate*	有记录
	甘蕉	*M. paradisiacal*	有记录
	锦葵科	**Malvaceae**	
	咖啡黄葵	*Abelmoschus esculentus*	有记录
	苘麻	*Abutilon theophrasti*	主要寄主,常有发生
	蜀葵	*Althaea rosea*	偶有发生

续表

昆虫种类	寄主植物	学名	发生情况
	棉花	*Gossypium hirsutum*	主要寄主,常有发生
	大麻槿	*Hibiscus cannabinus*	有记录
	秋葵	*H. esculentus*	主要寄主,常有发生
	玫瑰茄	*H. sabdariffa*	有记录
	野西瓜苗	*H. trionum*	有记录
	心叶黄花稔	*Sida cordifolia*	有记录
	桑科	**Moraceae**	
	构树	*Broussonetia papyrifera*	有记录
	桃金娘科	**Myrtaceae**	
	白千层	*Melaleuca incana*	有记录
	西番莲科	**Passifloraceae**	
	鸡蛋果	*Passiflora edulis*	有记录
	胡麻科	**Pedaliaceae**	
	芝麻	*Sesamum indicum*	主要寄主,常有发生
	蓼科	**Polygonaceae**	
	酸模叶蓼	*Polygonum lapathifolium*	有记录
	马齿苋科	**Portulacaceae**	
	马齿苋	*Portulaca filifolia*	有记录
	山龙眼科	**Proteaceae**	
	澳洲坚果	*Macadamia integrifolia*	有记录
	夏威夷果	*M. tetraphylla*	有记录
	木犀草科	**Resedaceae**	
	木犀草	*Reseda luteola*	有记录
	芸香科	**Ruteceae**	
	柠檬	*Citris limon*	有记录
	甜橙	*C. sinensis*	有记录
	蔷薇科	**Rosaceae**	
	草莓	*Fragaria ananassa*	有记录
	苹果	*Malus domestica*	偶有发生
	樱桃	*Prunus cerasum*	有记录

续表

昆虫种类	寄主植物	学名	发生情况
	杨柳科	**Salicaceae**	
	杨树	*Populus tomentosa*	常有发生
	玄参科	**Scrophulariaceae**	
	金鱼草	*Antirrhinum majus*	有记录
	毛蕊花	*Verbascum virgatum*	有记录
	泡桐苗	*Paulownia tomentosa*	主要寄主,常有发生
	茄科	**Solanaceae**	
	辣椒	*Capsicum frutescens*	偶有发生
	曼陀罗	*Datura leichhardtii*	偶有发生
	番茄	*Lycopersicum esculentum*	主要寄主,常有发生
	烟草	*Nicotiana tabacum*	主要寄主,常有发生
	野烟草	*Nicotiana* sp.	
	矮牵牛	*Petunia hyrida*	主要寄主,常有发生
	灯笼草	*Physalis minima*	有记录
	秘鲁灯笼草	*P. peruviana*	有记录
	酸浆	*P. virginiana*	有记录
	茄子	*Solanum melongena*	主要寄主,常有发生
	马铃薯	*S. tuberosum*	偶有发生
	苦木科	**Simaroubaceae**	
	臭椿	*Ailanthus altissima*	有记录
	伞形花科	**Umbelliferae**	
	胡萝卜	*Daucus carota*	偶有发生
	芹菜	*Apium graveolens*	有记录
	天南星科	**Araceae**	
	芋头	*Colocasia esculenta*	有记录
	葡萄科	**Vitaceae**	
	葡萄	*Vitis vinifera*	有记录
	姜科	**Zingiberaceae**	
	姜	*Zingiber officinale*	有记录

有的学者为简明起见,把昆虫按取食植物范围的大小分为两类,专食性(specialist)和广食性(generalist)。专食性昆虫包括上述的单食性和寡食性昆虫,而广食性昆虫对应于多食性昆虫。从整体上看植食性昆虫的寄主范围格局,食性专化的种类占绝大多数,而广化的种类仅占少数。研究昆虫的寄主广度及其演化对于深入揭示昆虫与植物关系具有重要意义。

二、与昆虫食性相关的植物化学成分

决定植食性昆虫食性的关键因素主要是植物的理化特质,尤其是化学特性。植物一般均以变动着的营养物质和次生物质影响昆虫的行为、生长、发育和繁殖,但何者起主导作用不同研究者有不同的见解。营养物质,又称基础代谢物质,直接参与维持植物的生长发育和繁殖有关的基础生化活动,如核酸、蛋白质、氨基酸、脂肪等;次生物质,又称次生代谢产物,如生物碱、黄酮类、萜烯类、非蛋白氨基酸等。后者在来历和性质上与前者有所不同,是复杂的分支代谢的最后产物,不直接参与植物生长发育和繁殖有关的基础生化活动,但有的与营养物质也没有绝对的界限。

由于营养的质与量对于昆虫的生长发育和繁殖极为重要,早期昆虫学者认为,植食性昆虫食性不同是由于其寄主植物体内营养物质的成分和比例不同所致。昆虫不选择某些植物作为寄主,营养物质可能在下述方面对昆虫起作用:① 某些营养物质如维生素、氨基酸、甾醇缺乏或含量不足;② 有效营养物质如糖类和蛋白质或脂肪的含量不平衡(Painter, 1951)。但是,随着研究的不断深入,这方面知识逐渐丰富,发现如下事实:① 许多植食性昆虫有共有的基本营养要求,而一般植物均可满足昆虫的这种要求;② 不同植物体内一些非营养的次生性物质的差异比营养物质的差异大得多;③ 许多次生性物质对昆虫和其他动物有毒或有其他生物活性;④ 许多昆虫在很大程度上是通过鉴别植物所含次生性物质来识别寄主与非寄主的;⑤ 如前所述,多数昆虫的寄主植物,一般是近缘的种属或科,而近缘的植物含有相似的次生性物质,虽然它们在其他方面可能有很大的差异。由此可知,植食性昆虫对植物的食性主要基于植物的次生性物质,尽管一般认为植物营养物质对于昆虫的生长和繁殖是基本的。成功而且持续的寄生关系主要由次生性物质的它感作用来决定(Ehrlich and Raven, 1964),但很多情况下次生性物质和营养物质是协同作用于昆虫的(Reese, 1979),刺吸式口器的昆虫如蚜虫类更主要受营养物质的影响(Kennedy, 1953; Thorsteinson, 1960);在特定情况下,次生性物质也可作为某些昆虫的营养而被利用。与昆虫有关的主要植物次生性物质的类别见表 6.2 (Harborne, 1993; Schoonhoven *et al.*, 2006)。这些物质的代谢途径主要包括:① 通过二羟甲基戊酸代谢路线生成类萜化合物; ② 主要通过莽草酸代谢路线生成酚类物质; ③ 通过氨基酸代谢路线生成生物碱; ④ 通过脂肪酸代谢路线生成脂族化合物(钦俊德, 1987)。它们具有种属特异性, 造成植物种类特有的气味和味道, 影响昆虫或其他有机体的行为、生长和群体生物学, 因而被称为它感素(allelochemics)(Whittaker, 1970)。

表 6.2　与昆虫有关的植物次生性物质的主要类别

植物次生性物质	已知数量	在植物中的分布	生理活性
含氮化合物			
生物碱	16 000	被子植物根、叶、果实中广泛分布	很多有毒性和苦味
胺	100	被子植物花中广泛分布	很多有驱避作用
非蛋白氨基酸	400	豆科植物的种子	很多有毒性
生氰苷	60	果实和叶中偶见	产生的氰酸有剧毒
硫代葡萄糖苷	120	主要分布于十字花科植物	有苦辣味（如硫代氰酸盐）
萜类	**30 000**		
单萜	1 000	广泛存在于植物精油	香味
倍半萜	6 500	分布于被子植物，尤其是紫菀科的精油和树脂中	有的味苦并有毒
双萜	3 000	广泛分布于植物乳汁和树脂中	有的有毒
皂角苷	600	分布在 70 科以上的植物中，尤其在百合目、茄科、玄参科中	有毒（溶血作用）
类柠檬苦素	300	主要分布于芸香科、楝科	苦味
葫芦素	50	主要分布于葫芦科	苦味并有毒
强心苷	150	分布于 12 科的被子植物中，尤其在夹竹桃科、萝藦科	有毒并味苦
类胡萝卜素	650	普遍存在于叶，常见于花和果实中	色素
其他萜类化合物	1 500	广泛分布	
酚类			
单酚	200	普遍存在于叶，常见于其他组织中	抗微生物
黄酮类	8 000	广泛分布于被子植物、裸子植物和羊齿植物中	通常是色素
醌类	800	广泛分布，尤其在鼠李科	色素
聚醋酸盐			
聚乙炔类	750	主要分布在菊科和伞形花科	有的有毒

三、昆虫与寄主植物关系的建立

植食性昆虫对寄主植物的选择是一个链式的生理过程,包括行为选择(behavioral preference)和生理表现(physiological performance)两个环节。行为选择发生在植食性昆虫对寄主植物的定向和辨识过程中,而生理表现则是植食性昆虫摄食后才发生的反应。前者涉及感觉和神经活动,包括由遗传决定的本能和内源性行为以及反射和学习,后者着重于昆虫神经活动以外的代谢作用(Bernays and Chapman, 1994)。对植食性昆虫的行为反应,Miller 和 Strickler 以滚轴模型做了概括,其核心是植食性昆虫接受或排斥某一植物作为寄主,取决于昆虫本身的因素(内因)和环境因素(外因)。昆虫的"决策"机制就像一个支点可以调节的杠杆,内因如昆虫的饥饱等生理状态在一定的限度内可改变杠杆的支点,故称"滚轴",外因如植物的物理和化学特性,通过昆虫感觉器官作用于杠杆的两臂,决定杠杆的偏向,在行为上表现为对寄主的接受或排斥(Miller and Strickler, 1984)。然而,昆虫即使接受植物后,自身或子代还需要满足两个条件,才能成功地建立昆虫与植物的寄生关系:① 植物内须含有昆虫生长、发育和繁殖所需的营养物;② 这些营养物能被昆虫摄取、吸收、转化为能量和结构物质。这就是前面提到的生理表现,Beck 用昆虫的膳食(dietetics)来表达这一环节的作用(Beck,1972)。影响昆虫膳食的因素主要是植物的营养成分和次生性物质。把上述两个环节整合起来,就是一个完整的昆虫与植物建立寄生关系的过程(图 6.1)(王琛柱等,1993)。

四、植食性昆虫的行为选择

昆虫对寄主植物的行为选择是程序化的一系列步骤组成的反应链。一般来说,这个反应链大致是按照以下的顺序进行的:① 昆虫随机爬行或飞翔,与植物没有物理接触;② 昆虫的视觉和/或嗅觉器官感受到植物释放的信号;③ 昆虫对植物的信号做出反应,向植物靠近;④ 昆虫找到植株,做初步试探、爬行或降落到植株上;⑤ 昆虫对植物的理化特性进行探测;⑥ 昆虫进行初步的咀嚼、刺吸或产卵,导致植株损伤;⑦ 接受植物,继续取食或产卵,或者放弃其作为寄主而离开。在每一个行为步骤中,昆虫都可能选择离开。当昆虫找到一个潜在寄主时,它会反复地重复这一系列行为,不管周围可能存在更多的同类植物或者其他的潜在寄主植物,最后昆虫还可能回到并选择其最初离开的植物作为其寄主。当昆虫放弃某植物作为寄主后,昆虫又回到其系列行为中的某一步骤中,继续进行探测,修正以前的判断,这种修正可以加快昆虫做出选择或者改变选择。在系列行为反应过程中,昆虫对植物进行断断续续的接触,每个环节可能花费一定的时间,但大体可分为前后两个连续的阶段,即搜寻阶段和接触试探阶段。搜寻阶段因发现潜在寄主而完成,接触试探阶段由于拒绝或者接受寄主而结束。对于昆虫来说,接受寄主是一个非常重要的决定,因为其直接结果是昆虫取食或产卵于其上,而该寄主有可能存在一些对昆虫及其后代存活、生长、发育、繁殖不利的因素(Schoonhoven *et al.*, 2006)。

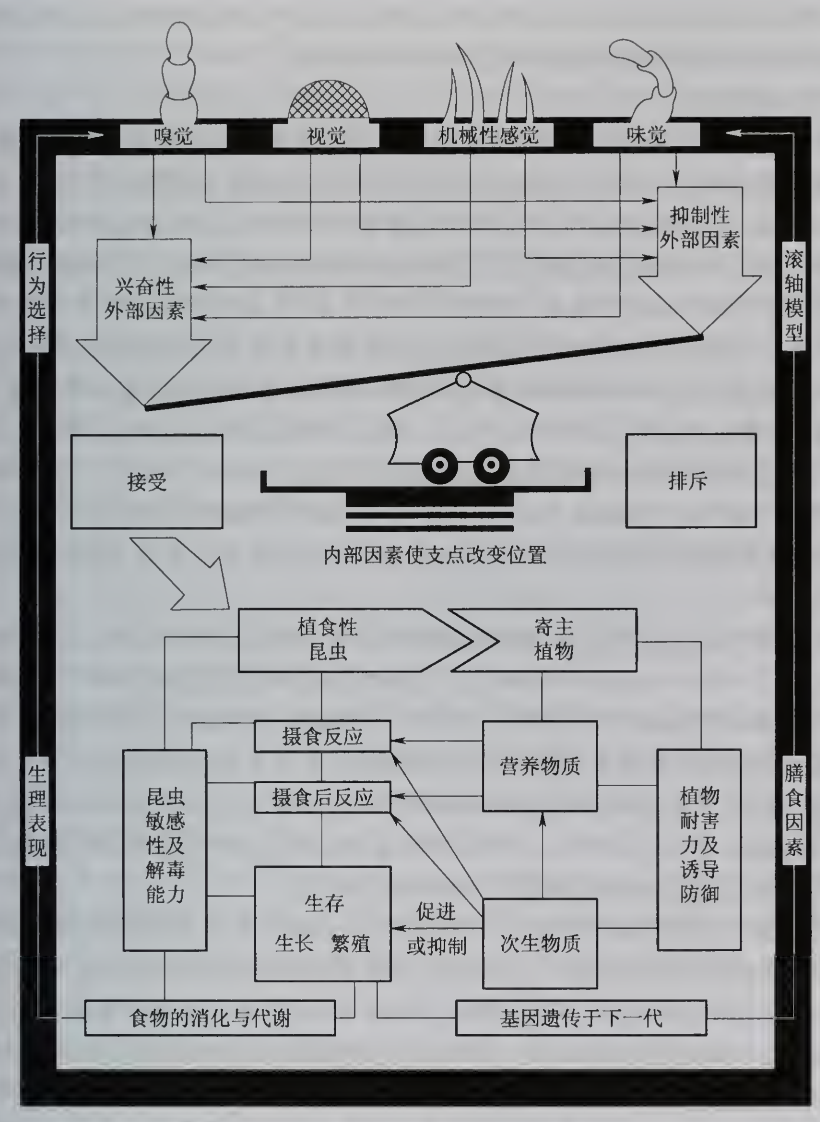


图 6.1 植食性昆虫与寄主植物的关系(Beck, 1972; Miller and Strickler, 1984)

在昆虫寻找寄主的一系列反应链中,每一阶段都与外界的刺激因素密切相关,其中视觉、嗅觉、味觉和触觉信号是最重要的刺激因素。这些因素刺激昆虫相应的感受器,感受器的反应信号传递至昆虫的中枢神经系统进行整合,以决定昆虫下一步的选择行为(Bernays and Chapman, 1994; Schoonhoven *et al.*, 2006)。在不同的阶段,昆虫所利用的刺激因素不尽相同,在寄主搜寻阶段,主要利用视觉与嗅觉信号,而在寄主接触试探阶段,主要利用味觉和触觉信号。

1. 寄主的搜寻:视觉与嗅觉的作用

当遇到寄主植物发出的信号,昆虫的搜寻可由随机的寻找变为定向的运动。

在这一阶段,昆虫利用的寄主植物信号主要是视觉信号和嗅觉信号,而不同模态信号的协同作用可增强这种搜索的可靠性和可探测性。

(1) 视觉信号

就人类而言,大小、形态和颜色是识别植物的重要依据。昆虫对寄主植物定向时也利用这些线索。昆虫(特别是成虫)的主要视觉器官是复眼。在白天飞行的种类中,所接收的图像由光强度不同的无数细小的点组成;黑夜或黄昏飞行的种类,具有对暗光线相适应的复眼,尽管复眼所形成的图像不像昼行的种类那样清晰。很多成虫和幼虫具有单眼,只对亮和暗产生反应,在决定何时搜索等行为节律上起作用。复眼由很多相似的小眼组成,小眼则由聚光部分和感觉部分构成。昆虫小眼中一般含有三种不同的视觉色素,第一种的最高敏感性在紫外线区域,第二种的最高敏感性在蓝色光区域(450 nm),第三种则在绿色光区域(540 nm),因而昆虫一般对紫外、蓝色和绿色敏感,而对红光不敏感(White, 1985)。昆虫对绿色的敏感性可能与寄主植物都为绿色有关。由于所有植物都是绿色,因而绿色在昆虫识别寄主植物过程中的作用可能比较有限,但视觉信号对不同类群的昆虫的重要性有差异。

研究表明,粉虱和蚜虫对植物的远距离定向主要是通过视觉而不是嗅觉。温室白粉虱(*Trialeurodes vaporariorum*)是一种典型的多食性昆虫,为害 200 余种植物,它们一般根据植物的颜色聚集,对黄色十分敏感。尽管该虫对绿色的菜豆叶片比对黄色的巴豆叶更嗜食,但开始飞行聚集时,后者上面会停落更多的个体,但 15min 过后,巴豆上的个体只剩下原来的 9%,而菜豆上依然保持 63% 的个体(Vaishampayan *et al.*, 1975)。可见这类昆虫的定向主要凭借视觉,但是否选择作为寄主植物还与到达植物滞留因子的刺激作用有关。

果树害虫多为专食性的昆虫。对这类昆虫的研究表明,颜色和形状往往协同起作用。苹果实蝇(*Rhagoletis pomonella*)主要为害遮阴处的苹果,研究发现这种蝇选择黄色长方体,而不为红、黑、白色长方体所吸引;对黄色球体不感兴趣,反而对红色或黑色球体更趋向(Prokopy, 1968)。这种结果的一种解释是,黄色长方体像一株远处的果树,可能这种视觉印象被用来发现寄主植物,而红色或黑色球体更像在树荫下挂在树上的苹果,因而更有吸引力。形状与气味结合的试验表明,该实蝇更愿意飞落在具有引诱气味的长方体上,而不是具有气味的球体上。

寄主范围不同的昆虫在寻找寄主植物过程中对视觉的依赖程度是否有差异还是一个有待研究的问题。Prokopy 和 Owens 曾用单食性的欧洲苹果叶蜂(*Hoplocampa testudinea*)、寡食性的苹果实蝇和多食性的美国牧草盲蝽做试验,研究它们对相同的寄主植物颜色的反应,结果表明食性较专的前两种昆虫的视觉比后者对寄主植物的趋性更起作用(Prokopy and Owens, 1978)。由于这三种昆虫亲缘关系很远,视觉反应的结果尚不能一概而论。

(2) 嗅觉信号

很多研究表明,植物释放出来的挥发性物质能引起昆虫的定向行为,是植食性

昆虫搜寻寄主植物的重要刺激信号。感受这种气味的主要是昆虫触角上的嗅觉感受器,气味信号通过嗅觉神经元传输到昆虫脑,使昆虫作出相应的行为反应。不管是对于飞行还是爬行的植食性昆虫,室内常用嗅觉仪和风洞来研究其对植物气味的嗅觉反应。多数研究的对象是单食性或寡食性的种类,但一些多食性的种类也被寄主植物气味所吸引。Tingle 等利用风洞技术研究已交配的烟芽夜蛾(*Heliothis virescens* 和 *Heliothis subflexa*)雌蛾对寄主和非寄主植物的选择时发现,*H. subflexa* 对其最适应的寄主(一种 *Physalis* 植物)的挥发物质具有明显的趋性,而多食性的烟芽夜蛾雌虫对感虫的烟草、棉花、南美山马蝗和非寄主 *Physalis* 植物的挥发物质都具有趋性,但对抗虫烟草品种的挥发物没有趋性(Tingle *et al.*, 1990)。

我们的研究发现,交配过的雌蛾在棉花、番茄、烟草和辣椒四种植物的产卵选择实验中,棉铃虫喜欢在棉花、番茄、烟草上产卵,在植株的不同生长期,雌蛾对最适产卵寄主的选择有所变化,但不管辣椒处于何种生长期,棉铃虫雌蛾都不喜欢在其上产卵;而烟青虫雌蛾主要在烟草上产卵,其次是辣椒,很少在棉花和番茄上产卵。进一步发现,棉铃虫对烟草的叶片和果实的气味有较强的产卵趋性,对棉花和番茄的叶片气味的产卵趋性也很强,但不喜欢在辣椒气味源上产卵;烟草叶片和果实对烟青虫产卵的引诱作用最强,其次是辣椒的叶片和果实气味,而棉花和番茄的叶片和果实气味的引诱作用很弱。

寄主的挥发性气味如何对昆虫的定向行为产生作用? 在空气中,植物散发的气味分子在气味源附近,形成一定的浓度梯度,那么昆虫是否依靠逆浓度梯度找到气味源呢? 答案是否定的。实际上,飞行昆虫借挥发性气味搜寻寄主植物的行为与雄蛾借性信息素寻找雌蛾的行为非常相似(Baker, 1988)。空气一般是流动的,在气味源周围的活性空间是半椭球形,其长轴沿着顺风方向,在这个空间内气味分子的浓度可以引起昆虫行为上反应,但并不均匀一致。飞行的昆虫一旦进入这个活性空间,一段时间内感受到很低浓度的气味,而过一段时间则可能感受到高浓度的气味。当感受到高浓度的气味分子时,昆虫保持原有飞行方向;当失去气味分子时,昆虫则改变飞行方向,直到重新遇到气味分子为止,这样表现出一种侧逆风"之"字形飞行运动(David, 1982)。飞行中的烟草天蛾(*Manduca sexta*)有一种可利用视觉成像来保持定向的机制,这种机制被称为视觉推动反应(optomotor reaction),它使得昆虫在面风的任何角度保持定向,而不仅仅只是在逆风或顺风的时候。如果看不到地面上的物体,昆虫就不能定向。步行昆虫寻找气味源的行为与此类似:① 感受到气味后逆风运动;② 在活性区间以"之"字形路径步行;③ 能感受活性区间边缘,即在遇到气味浓度突然下降时,昆虫转向相反方向运动,使自己保持在活性区间内(Akers and Wood, 1989)。

植物的气味物质一般都是多种化合物的混合物,如曼陀罗(*Datura wrightii*)花的气味大约由 60 种化合物组成。但烟草天蛾并非感受所有的气味化合物,只是对其中的 9 种有神经反应,也只有这 9 种化合物同时出现,这种气味才能吸引天蛾前来采曼陀罗的花蜜(Riffell *et al.*, 2009)。所有的植物都会产生一系列的所谓"绿

叶气味物质"的化合物,它们多是通过脂质的氧化形成的一些六个碳原子组成的醇和醛。这类物质在不同的植物之间在组成和比例上虽有一定的变化,但为很多植物所共有,没有种属特异性,一般认为至多导致昆虫趋向于绿色植物,因而推测有可能更多地被多食性昆虫所利用。不过,有研究表明,马铃薯特别的绿叶气味组成可吸引马铃薯甲虫,其主要组分是反式-2-己烯醛、顺式-3-乙酸叶醇酯、顺式-3-己烯醇和反式-2-己烯醇(Visser and Avé, 1978; Dickens, 2001)。

人们总是预期单一的化合物就能达到诱虫的目的,这种想法不是没有可能,但比较少见。一些植物能产生基于自己特有化合物的气味,一般寡食性昆虫可被这种气味吸引,进而找到寄主植物。如十字花科植物含有的硫代葡萄糖苷,这类化合物被分解后产生挥发性的异硫氰酸盐酯,能招引粉蝶等专食十字花科植物的昆虫。洋葱拥有的特异气味物质——二丙基二硫化物,成为葱蝇寻找寄主的线索。但是,对于更多的昆虫来讲,单一的挥发性物质的作用并不明显,只有多种物质组成一定比例的混合物才有引诱的效果。象鼻虫(*Smicronyx fulvus*)只趋向于其寄主植物向日葵的气味,这种气味主要由5种萜烯类化合物组成,缺少其中的某些化合物或改变它们的比例都会导致引诱效果大幅降低(Roseland *et al.*, 1992)。

在自然环境中,一般会生长有很多植物,每种植物释放出自己的挥发性物质,整个生境中很多气味会弥漫混合在一起。这种情形有可能影响植食性昆虫对寄主气味的反应,特别是对于那种依赖于气味混合组成定向的昆虫。如前述,马铃薯甲虫可被马铃薯释放的气味所吸引,当这种气味与番茄或白菜的气味混合后,就不再具有引诱活性。我们可利用这种气味间的干扰,在农田中套种一些可释放特别气味的植物,用来扰乱昆虫寻找寄主的过程,达到减少昆虫危害的目的。

2. 寄主的接触试探:味觉的作用

昆虫接触植物后,在成虫足的跗节和幼虫的口器上存在味觉感受器,对寄主的化学物质进一步探测,以判定寄主是否合适。在这个过程中,植物的一些营养物质如糖类和氨基酸都可能是植食性昆虫产卵和取食的刺激物质,一般称为刺激素(stimulant)。多种糖类和氨基酸等植物营养物质能够促进昆虫的取食(Schoonhoven and van Loon, 2002)。但是,由于植物营养物质存在的普遍性及其浓度受植物的发育状况、生理条件和环境因素等影响,这些物质并不能解释多数昆虫对寄主植物的专化现象,而植物的次生物质能够在一定程度上解释昆虫对植物的专化现象(Städler, 1992)。

一些植物的次生物质被一些单食性或寡食性的昆虫用作识别寄主或者取食刺激素(Fraenkel, 1959)。硫代葡萄糖苷是十字花科植物重要的次生物质,十字花科植物的专食性昆虫如大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)、菜粉蝶(*Pieris rapae*)、小菜蛾(*Plutella xylostella*)等,其成虫的跗节和幼虫的下颚须存在对硫代葡萄糖苷敏感的细胞,这些细胞对该类物质有兴奋性反应,决定了成虫是否产卵或幼虫是否取食这些植物(Schoonhoven and van Loon, 2002; van Loon *et al.*, 2002)。del Campo 等曾比较了两组饲料配方饲喂的烟草天蛾幼虫的行为和味觉电生理反应,第一组饲料

含有茄科植物马铃薯或番茄的叶,第二组饲料中不含有茄科植物的叶,先把幼虫饲养至 4 龄后,再将这些虫子和饲料进行对换饲养,结果发现在更换饲料后的 96 h 内,那些没有茄科植物取食经历的幼虫都能够继续取食含有茄科植物叶的饲料并且生长发育良好,但是有茄科植物取食经历的幼虫只有 45.1% 取食新的饲料,35.3% 的幼虫已经死亡。进一步发现,茄科植物中含有一种甾族糖化合物 indioside D,这种物质能够使烟草天蛾的味觉受体对茄科植物产生专化,从而增强了对饲料中茄科植物组分的反应,但是降低了对饲料中非茄科植物组分的反应(del Campo *et al.*, 2001; del Campo and Miles, 2003)。

次生物质除了被少数专食性昆虫用作取食刺激素外,对大部分昆虫产卵或取食具有抑制作用,也被称为抑制素(deterrents)。昆虫拒绝取食非寄主植物的主要原因是由于这些物质的存在(Jermy, 1966)。一般认为,单食性昆虫和寡食性昆虫比多食性昆虫对抑制素更加敏感,一些寄主植物中也存在抑制素,但其作用可被刺激素所抑制(Hsiao, 1985)。Bernays 等比较了 8 种植物次生物质对多食性昆虫烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)和其寡食性的近缘种昆虫 *H. subflexa* 取食行为的影响,结果发现这些物质都是两种昆虫的取食抑制素,其中包括黑芥子苷。*H. subflexa* 幼虫拒绝取食其中黑芥子苷的浓度阈值显著低于烟芽夜蛾(Bernays *et al.*, 2000)。这一现象从电生理反应上未能得到解释(Bernays and Chapman, 2000)。黑芥子苷虽对某些十字花科植物专食性昆虫是刺激素,但对多数昆虫包括粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)、披肩黏虫(*Mamestra configurata*)、黑凤蝶(*Papilio polyxenes*)等都是抑制素。棉铃虫和烟青虫幼虫均有对蔗糖、肌醇、印楝素和黑芥子苷敏感的细胞,存在于下颚外颚叶上的 2 对栓锥感受器内,还未发现对棉酚、单宁、番茄苷、烟碱、辣椒素等的感受细胞,但这些植物次生物质对蔗糖和肌醇等取食刺激素引发神经脉冲的抑制在两种昆虫上表现出很大差异。对于棉铃虫,辣椒素的抑制作用很强,棉酚的抑制作用很弱,而对于烟青虫,单宁和棉酚的抑制作用很强,烟碱和辣椒素的抑制作用很弱,反映出两种昆虫分别对各自寄主植物体内的次生物质在味觉上有很好的适应性(汤德良等,2000)。

与前面提到的滚轴模型相类似,植物的营养物质或者次生物质对昆虫取食的刺激作用和抑制作用以及二者之间的平衡决定了昆虫是否拒绝寄主或者接受的程度。这种平衡一般分为以下几种情况:对于多食性昆虫,少数的营养物质可能是其取食大多数植物的刺激素,只有当植物中存在特异的抑制素且其含量足够高时才能抑制昆虫的取食;对于一些寡食性昆虫例如取食禾本科的蝗虫,与多食性昆虫类似,虽然不会取食其他科的植物,但是在禾本科植物内并没有发现特异的取食刺激素,取食禾本科植物的原因可能主要是这些植物不存在取食抑制素;对于部分寡食性昆虫和所有的单食性昆虫,它们对植物的取食则需要植物特异的次生物质作为"标记刺激素",昆虫的味觉感受器官能够识别这些次生物质并激发昆虫的取食行为(Bernays and Chapman, 1994)。

五、植食性昆虫的生理表现

前面已经阐述,昆虫选择寄主植物,首先需要借视觉、嗅觉、味觉、触觉等感觉通道对植物特征所产生的刺激进行编码内导,最后通过神经中枢的综合和解码,并根据遗传所形成的模板和生理状态,对植物作出取舍的决定。然而,这只是昆虫寻找寄主的第一步,进一步对营养成分的消化利用和对次生性物质的代谢适应是昆虫能否在植物上生长繁育和建立种群的关键因素。

寄主植物对植食性昆虫的营养效应主要取决于两方面:① 植物组织所含营养成分的性质和含量,② 昆虫摄入、消化、吸收及最终转化为虫体组分的效率。一般来讲,昆虫即使生活在寄主植物上,也只是处在亚适状态,因为植物组织的含氮量远远低于昆虫的需求量。因此,植食性昆虫面对植物低水平的营养成分,只有依靠大量地摄食、高效地消化和吸收植物中的有机氮,才能成功地生长发育和繁衍后代(Strong *et al.*, 1984)。而摄食、消化和吸收的过程,受植物次生物质的性质和含量的显著影响。

大多数次生物质是植物利己素(allomones),可以单一或协同对害虫产生有害的作用,构成植物的化学防御体系。根据植物对昆虫取食的反应,可将这种化学防御概括为两类:一类是组成型防御,即抗虫物质不依赖于昆虫的取食而存在于植物组织中;另一类是诱导型防御,即植物仅当昆虫取食时才大量合成抗虫物质。诱导型抗虫物质当然亦可以组成型存在于植物组织,但由于它能为昆虫取食而诱导产生,因而备受研究者的重视(钦俊德和王琛柱,1994)。根据植物体内含量的多少,又可将这些防御物质分为两类:一类是能引起昆虫忌避和中毒的一些次生物质(toxins),它们在昆虫体内含量较低,但毒性较大,称之为质的防御(qualitative defense)对策,如生氰糖苷(cyanogenic glycosides)、强心苷(cardiac glycosides)、萜烯类(terpenes)和生物碱(alkaloids)等,有证据表明那些一年生的草本植物一般主要依靠这类防御方式。另一类是一些能干扰昆虫对食物消化的化学因素(digestibility-reducing substances),如单宁和木质素等,它们一般相对分子质量较大,能与蛋白质或多糖聚合形成难以消化的复合物,在植物体内含量较高,称之为量的防御(quantitative defense)对策,多年生的木本植物则一般主要依靠这类防御方式(Feeny, 1975; Rhoades and Cates, 1976)。但是,这种划分不是绝对的,有些植物次生物质可能具有双重作用,既能引起昆虫忌避和中毒,又能干扰昆虫对食物的消化和利用。一般而言,一年生草本植物中的毒素(质的防御)能有效抵制广食性昆虫的侵袭,但容易被专食性昆虫所适应;多年生木本植物中的抗消化素(量的防御)可有效抑制专食性昆虫的为害,但容易被广食性昆虫所适应。

值得指出的是,植物的化学防御往往是由存在于植物器官和组织的多种次生物质以一定浓度共同作用的结果,因此在阐述植物次生物质对昆虫的作用时,至少应考虑到以下两个问题:① 次生物质对昆虫的浓度效应,一种次生物质在高浓度下为植物的利己素,而在低浓度下有可能变为利他素而为昆虫所利用;② 多种

次生物质对昆虫具有协同作用,不同次生物质在一起的作用可出现增效、减效或累加效应。

昆虫要在植物上生长繁育并建立种群,需要对付植物的化学防御。营养物质与次生物质在植物生长发育过程中呈动态变化,还受到环境因素,包括温度、光周期、天敌等的影响,二者的相互作用一直是植食性动物营养生态学的一个研究重点。昆虫对植物次生性物质适应的方式大体可分为行为、生理、生化三方面,但一种昆虫可能兼具几种机制。

1. 昆虫对植物化学防御的行为适应

昆虫对植物化学防御的行为适应普遍存在,它们可以通过视觉、嗅觉和味觉避开取食有毒的植物,这种能力有先天遗传的,也有后天习得的。遗传决定的产卵行为能够避免昆虫在不适合的植物上取食。一般有毒的次生物质有苦的味道,昆虫利用味觉系统感受到苦味后就不继续取食,从而避免中毒。值得指出的是,化合物的毒性和苦味并非总是相关。如水杨苷和咖啡碱对于烟草天蛾来说都是苦味物质,但前者对烟草天蛾无毒而后者有毒。烟草天蛾由于通过相同的信号途径识别这种苦味,因而不能分辨两种化合物(Glendinning *et al.*, 2002)。有的昆虫还通过在取食前先切断叶脉的方法,来减少甚至消除取食部位毒素的分泌(Becerra, 2003)。

此外,不少昆虫在空间和物候上也能避开毒素含量高的器官或组织。棉铃虫在选择寄主后,并非无区分地取食植物的每个器官或组织,往往凭借感觉内导选择植物最有营养的部位。当棉铃虫初始进入棉田,即为害顶尖,时值棉花营养生长期,与其他部位相比顶尖是相对最适部位,类萜烯和单宁浓度较后期低;当棉花现蕾后,随着顶尖次生物质的增高,幼虫开始向棉蕾转移,因为棉蕾内次生物质含量很低的花粉和子房更适宜其生长(王琛柱等, 1991;1997)。棉蕾以次生物质含量很高的外围组织(苞叶、花萼和花瓣),构成幼虫取食的屏障,而昆虫则以钻蛀的取食方式加以适应,在棉花生育后期对棉铃的钻食亦然。钻蛀的习性是实夜蛾类昆虫较为进化的标志,它不仅能使幼虫获得潜在的最佳食物,而且可减小来自捕食性和寄生性天敌的威胁。可见,昆虫在寄主植物上的取食行为,与器官或组织对昆虫的营养效果密切相关,而营养效果主要取决于防御性的次生物质的浓度,因此昆虫的取食方式也是昆虫对寄主体内变动着的次生化学的一种适应,它使昆虫付出尽量小的代价获得最适营养效果(王琛柱等,1997)。

2. 昆虫对植物化学防御的生理适应

昆虫对植物化学防御的生理适应性主要包括提高食物通过消化管的速度、特殊的排泄机制、增加储存蛋白的浓度,以及把不同程度代谢后的次生物质储存在某些组织或虫体的一定部位,如脂肪体、血淋巴等(Brattsten, 1991)。烟草天蛾可以在 2 h 内将摄入的 90% 的未经代谢过的烟碱排泄出来,其他取食烟草的害虫,如烟芽夜蛾同样可以快速排泄烟碱(Self *et al.*, 1964)。黑凤蝶(*Papilio polyxenes*)幼虫的伞形花科寄主中含有毒的线型呋喃香豆素,该虫对这种有毒化合物及其产物有

很强的排泄能力，是此植物的非专食性昆虫秋黏虫（*Spodoptera frugiperda*）排泄能力的50倍（Ivie *et al.*，1983）。另外，通过改变肠道pH的方法，昆虫可以用来抵抗一些能干扰食物消化的化学因素。大多数取食含有单宁的叶子的鳞翅目昆虫，其肠道pH平均为8.76，比寄主植物中缺乏单宁的其他鳞翅目幼虫肠道pH要高得多（Berenbaum，1980）。在偏碱性的pH下，肠道中形成的单宁－蛋白质复合物将发生解离。可能正是这种肠道碱性的内环境和一些表面活性剂（surfactants）的存在，使植食性昆虫能克服单宁等量的化学防御物质的不良作用（Martin and Martin，1984）。

许多昆虫可以有选择地贮存植物的有毒次生物质，随后还用来抵御天敌和病原菌的侵害。例如乳草长蝽（*Oncopeltus fasciatus*）可以将消化后的强心烯羟酸内酯贮存在特殊的表皮腺体中，并用来驱避前来捕食的天敌昆虫（Scudder *et al.*，1986）。不少叶甲的幼虫也有类似的特性，这类昆虫选贮寄主植物配糖类次生物质的分子机制已有研究（Kuhn *et al.*，2004）。在鳞翅目及一些其他植食性昆虫的血淋巴中还存在载脂蛋白和芳基蛋白，可以与亲脂性的它感素结合，作为一种暂时的贮存方式，可以使有毒的次生物质减少游离状态存在的机会。

3. 昆虫对植物化学防御的生化适应

昆虫对植物化学防御的生化适应性主要包括靶标不敏感性和酶系的代谢解毒作用。靶标不敏感性是害虫抗药性的一种常见表现，昆虫对植物次生物质的靶标不敏感性的研究例子比较少，经典的例子如烟草天蛾的腹神经索上的乙酰胆碱受体对烟碱的亲和力下降了100倍（Morris，1984）。靶标不敏感性是一种低能耗的抗性方式，可能普遍存在于迁移能力较差、不易改变寄主植物的昆虫中（Berenbaum，1986）。最近的研究表明，桑叶之所以不被广食性的昆虫取食，是因为桑叶中含有一类仿糖生物碱，能有效抑制昆虫中肠内的蔗糖酶和淋巴液中的海藻糖酶，使昆虫不能消化蔗糖和利用海藻糖；而家蚕能专一利用桑叶，是因为桑蚕体内的蔗糖酶和海藻糖酶对仿糖生物碱不敏感（Konno *et al.*，2006；Hirayama *et al.*，2007）。

酶系的代谢解毒作用是昆虫适应植物次生物质的主要途径。酶系的代谢解毒作用一般分为两步：第一步把次生物质转化成活性较低的形式或初级产物，这种产物有的可以直接排泄掉；第二步进一步增加初级产物的水溶性以增强其可被排泄的能力，最后被排泄掉。第一步涉及的解毒酶类包括氧化酶、还原酶、水解酶和转移酶等，第二步涉及的解毒酶包括环氧化水解酶、还原酶和转移酶等。上述各种解毒酶类的有机组合在决定昆虫食性的广度方面发挥着重要作用，深刻理解它们之间的相互关系可以帮助我们了解植食性昆虫食性特化产生的生化过程的细节。常见的解毒酶系包括细胞色素P450、谷胱甘肽转移酶、各种酯酶，而以细胞色素P450的作用更为重要（Feyereisen，2005）。通过这些酶的作用，可以使几乎所有的亲脂性的次生物质解除毒性，经过结合转化为水溶性的酶促产物后再加以排泄或贮存。所有这三类酶均以多种分子形式存在。其中有些具底物专一性，但常有共同的底

物(Brattsten, 1991)。在有毒化合物的选择压力下,这些酶的活性可以达到一个很高的水平。因为这些酶的基因已经存在于昆虫的基因组中,简单的基因改变如点突变或基因扩增就可改变整个酶的活性。与导致靶标不敏感性的突变相比,这种酶的突变一般不会产生灾难性的后果(Brattsten, 1989)。

细胞色素 P450 是昆虫对付寄主植物有毒物质的最重要的一类解毒酶。凤蝶科昆虫对付其寄主植物中呋喃香豆素就是最好的实例。单食性昆虫黑凤蝶(*Papilio polyxenes*)幼虫的伞形科寄主植物中含有毒的线型呋喃香豆素,其幼虫体内有一种特殊形式的细胞色素 P450 分子,由基因 *CYP6B1* 编码,可以专一性地代谢呋喃香豆素(Wen *et al.*, 2003)。这种特殊形式的细胞色素 P450 是通过一个点突变及基因扩增形成的(Ivie *et al.*, 1983)。与专食性黑凤蝶的 CYP6Bs 相比,*Papilio* 属中广食性种类的 CYP6Bs 则具有较广的底物谱,用来对付所遇到的较为多样的香豆素(Li *et al.*, 2003)。细胞色素 P450 还有一个普遍特性,即很多可被有毒物质所诱导产生,而这种可诱导特性在美洲棉铃虫中发展到极致,在植物对昆虫产生防卫反应前或产生的同时,就能凭借植物体内引起防卫反应的信号分子茉莉酸或水杨酸,迅速在体内诱导合成细胞色素 P450,提前做好降解植物新生毒素的准备(Li *et al.*, 2002)。

谷胱甘肽转移酶是另一类重要的解毒酶。*Actias luna* 和 *Datana minista* 的幼虫,都取食橡树和其他含有高浓度的酚类物质的树木的叶子。这两种昆虫与取食不含酚类物质的叶子的夜蛾科种类相比,其谷胱甘肽转移酶活性高出很多,而其他解毒酶的活性则基本相同。谷胱甘肽转移酶可能通过与谷胱甘肽的连接作用解除植物中酚类物质的毒性(Lindroth, 1989b; Metcalf, 1989)。同细胞色素 P450 的情形一样,广食性昆虫体内的谷胱甘肽转移酶较专食性体内的有更为丰富的多样性,这有可能是广食性昆虫能利用更多的寄主植物的原因之一(Francis *et al.*, 2005)。

酯酶在代谢寄主植物有毒次生物质方面也发挥一定的作用,但有关的研究实例不多。虎凤蝶(*Papilio glaucus*)有两个亚种, 分别取食不同的寄主植物。北方亚种(*P. glaucus canadensis*)的幼虫取食白杨(*Aspen*)及其他柳科的乔木和灌木;南方亚种(*P. glaucus glaucus*)的幼虫则取食木兰属的树种。两个亚种的幼虫食性是如此的分化,以至于南方亚种幼虫可被白杨的树叶毒死(Scriber, 1986),因为白杨树叶中含有柳皮苷和白杨苷等有毒物质,特别是柳皮苷和白杨苷经 β - 糖苷酶作用释放出配糖基后生成的产物, 对南方种的毒性更强(Lindroth *et al.*, 1988)。北方亚种幼虫的肠道中有一种酯酶,其活性是南方种的两倍,这可能是在白杨有毒成分的选择压力下通过基因扩增在北方种幼虫体内大量表达的一种广谱性的酯酶。南方种的酯酶活性不能被柳皮苷等所诱导,而北方种则相反, 表明两个亚种的酯酶可能存在质的差异。总之,可以断定酯酶在这两个亚种抵御植物的有毒化学成分过程中起关键作用(Lindroth, 1989a; 1989b)。

昆虫对寄主植物有毒物质的生化适应,一是通过遗传属性的改变,例如基因或酶系的变异,使原来不能适应的能够适应;二是通过诱导作用,使原有的某些解毒

酶的活性逐渐提高。严格地讲,诱导酶活性升高只是一种暂时的、非遗传性的状态,这与对杀虫剂的代谢抗性有本质的差异,后者是有关抗性基因永久表达的结果,使抗性昆虫的解毒能力发生质或量的提高。但是,昆虫拥有酶活性可被诱导的能力却是可以遗传的(Brattsten, 1987)。

昆虫还有可能通过影响或利用植物的信号传递途径来适应植物的诱导防御。美洲棉铃虫和棉铃虫幼虫的唾液中存在葡萄糖氧化酶(glucose oxidase),该酶催化葡萄糖和分子氧转化为葡萄糖酸和过氧化氢,能抑制烟草的防御物质烟碱的合成,推测它可能就是通过直接抑制茉莉酸信号的生成或作用于其他信号途径,进而影响到烟草的诱导防御(宗娜和王琛柱,2004; Musser *et al.*, 2002; Musser, 2005; Zong and Wang, 2007)。昆虫反吐液中含有多种活性物质,如脂肪酸 - 氨基酸共轭物(fatty acid-amino acid conjugates)、二硫氧脂肪酸化合物(disulfooxy fatty acids)、β - 葡萄糖苷酶(β - glucosidase),可诱导植物产生间接防御物质。Alborn 等首次在甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)反吐液中发现一种活性因子,取名诱导素(volicitin),是一类脂肪酸 - 氨基酸共轭物,化学结构为氮 -(17 - 羟基 - 亚麻酰基)- L - 谷氨酰胺[*N* -(17 - hydroxylinolenoyl) - L - glutamine],能够诱导玉米释放挥发性物质以吸引寄生蜂(Alborn *et al.*, 1997)。关于植物挥发性物质在植物 - 昆虫 - 天敌三营养级关系中作用的研究,可参阅本书的其他相关章节。

昆虫适应植物化学防御除了通过上述方式和方法外,还有其他途径。如对付植物蛋白质类防御物质,如植物蛋白酶抑制素,昆虫主要通过改变昆虫中肠蛋白酶的敏感性和对植物蛋白酶抑制素的水解以及行为适应等方式加以适应,详细内容可参考有关综述(宗娜等, 2003; Despres *et al.*, 2007)。

六、成虫产卵选择与幼虫生理表现间的关系

一般认为,在昆虫与寄主植物关系的演化过程中,自然选择应有利于这样的雌性植食性昆虫,即它们把卵产在其后代最适合的寄主植物上。这一论断被冠以自然适应者假说(Courtney and Kibota, 1989)。对于全变态昆虫来说,产卵选择主要在于成虫阶段,取食利用主要在幼虫阶段,因而通过研究成虫对寄主的行为选择和幼虫在寄主上的生理表现之间的关系可验证这一假说,这方面研究已有不少(Berenbaum and Feeny, 2008)。在已经测试的研究体系中,发现成虫选择与幼虫表现呈正相关的实例存在,但为数不多,而多数的研究结果表明成虫偏爱与幼虫表现并没有明显的相关性,即母亲并不总是把后代产在最适合的寄主植物上。成虫的选择实际上是滚轴模型作用的结果,包含昆虫的一系列行为,包括定向、着陆,试探,最后接受植物作为产卵的介质;而幼虫的表现则是膳食因素作用的结果,一般根据幼虫的存活、生长发育、繁殖等指标来衡量。在实际测试时,常常遇到材料、方法等方面的限制,在指标上也很难全面地反映昆虫的有关自然属性,因而有人推测研究上的局限性也许是成虫选择与幼虫表现呈正相关的实例少的原因。但是,不管如何,成虫选择与幼虫表现不相关的实例大量存在,应有其生态和演化的根源

(Craig and Itami, 2008)。

神经局限假说(the neural limitation hypothesis)可部分解释这种情况。该假说认为,昆虫神经系统对于信息的处理能力是有限的,由此会局限昆虫在识别和接受潜在寄主植物时做出高效或高质量的决定(Bernays, 1998;2001)。专食性的昆虫在选择寄主时需要处理的仅为少数寄主植物的信息,因而能做出更为有效并正确的抉择;而广食性的昆虫面对寄主植物做出选择时,需要处理众多植物种间和种内的信息,往往不是那样有效和正确,造成成虫选择与幼虫表现相关性弱的情况。我们在比较研究棉铃虫和烟青虫与 4 种植物的关系时验证了上述推断,专食性的烟青虫成虫选择与幼虫表现的相关性较高,而广食性的棉铃虫则没有相关性(表 6.3),但要获得更信服的结论,还需要测试更多的植物,增测更多的指标(Wang *et al.*, 2004)。

表 6.3 棉铃虫和烟青虫成虫产卵选择与幼虫取食选择和生理表现的关系

	成虫产卵选择次序	幼虫取食选择次序	幼虫相对生长率次序	成虫产卵选择与幼虫取食选择的相关性	成虫产卵选择与幼虫相对生长率的相关性
棉铃虫	番茄 = 棉花 = 烟草>>辣椒	棉花 = 烟草 > 辣椒 = 番茄	烟草 = 棉花 > 辣椒 = 番茄	$r = 0.191$	$r = 0.324$
烟青虫	烟草 > 辣椒 > 棉花 = 番茄	烟草 = 辣椒>> 棉花 = 番茄	烟草 > 辣椒 > 棉花>>番茄	$r = 0.921$	$r = 0.828$

注:供试植物分别为处于现蕾前期的番茄、棉花、烟草和辣椒,幼虫取食部位为植物的顶部嫩叶。

另外,昆虫天敌的作用也是影响寄主选择的一个重要因素。昆虫做出产卵的选择,除了取决于植物资源的质量外,还与在这些场所其后代是否易于受到天敌的攻击有关(Bernays and Minkenberg, 1997)。子代的安全性也可能进一步削弱成虫选择与幼虫表现的相关性。

成虫选择与幼虫表现的相关性对于昆虫与植物相互作用的生态和演化关系意义重大。在生态作用方面,昆虫的种群动态受这种相关性的影响很大,Price 指出具有严格产卵选择性的昆虫,其成虫选择与幼虫表现的相关性强,这些昆虫种群的动态比较稳定,而那些成虫选择与幼虫表现相关性弱的昆虫,其种群易于暴发(Price, 2003)。从演化的角度看,成虫选择与幼虫表现相关性强的昆虫倾向于成为专食性的种类,而成虫选择与幼虫表现相关性弱的倾向于成为广食性的种类(Craig and Itami, 2008)。

七、植食性昆虫寄主范围的演化

综合上述分析,植物以本身的理化特性影响昆虫取食的行为,大体可分引诱和排斥两个方面,而它们所含的次生物质和营养成分的质和量起着关键作用。这些

成分随着植物的生长阶段常有起伏的变化。昆虫有专食性和广食性的不同,从害虫防治的角度讲,对付专食性的昆虫比较容易,而对付广食性的昆虫比较难;从生态关系来看,广食性的昆虫获得食物比专食性昆虫更为有利;但统观在 8 个目中植食性昆虫的寄主范围,从进化的角度着眼得出的结论正好相反,即食性的专化是昆虫食性演化的趋向(Berenbaum, 1990)。

关于植食性昆虫寄主专化已有不少理论和证据。向专食性发展可缓和昆虫的种间竞争(McClure, 1980; Stewart, 1996),提高对植物次生物质的解毒能力(Jaenike, 1990; Bernays, 1991)等。但最有说服力的论点是基于昆虫神经系统和感觉作用的生理特点和天敌作用所造成的压力(Bernays, 1989;2001)。

植食性昆虫对寄主植物的选择,依赖灵敏的感觉作用,包括视觉、嗅觉、味觉和触觉。对不同种类植物所含的次生代谢产物能准确识别,对有毒的次生物质凭借本身的酶系进行解毒,对植物外表的物理性状也能区别。它们选择适宜的寄主植物,必定是通过植物对它们的信号刺激的反应来完成的。如果它们借遗传所规定的信号感觉模式已探测某些植物符合这种模式,它们便很快确定作为食料的植物种类,完成了寄主植物的选择。如果寄主植物的信号不明确,或是多种多样,那么选择适宜的寄主植物便须经历较多的曲折,延长了试探的时间,对觅食的昆虫是不利的,因这时易受天敌如寄生蜂、捕食性昆虫及其他动物的攻击,使种群数量下降。适宜的寄主植物对昆虫能起较好的隐蔽作用,这从野外观察的很多例子中获得证明(Venno and McClure, 1983)。专食性昆虫在选择寄主植物时,其准确性和效率超过广食性昆虫。专食性昆虫能通过寄主植物的信号刺激,更快更准确地找到适宜的寄主植物,而广食性昆虫因寄主植物的信号不及专食性昆虫的专一和明确,须花费较多时间,因而降低效率。在自然选择中为了克服这种缺点,故有向专食性发展的趋势。对自然环境中的实地观察表明,平常对于广食性昆虫食性的认识尚不完全。如蝗虫、棉铃虫等广食性昆虫,它们对食料植物仍有选择的特点,只不过对某些有抗拒作用的植物次生物质,没有像专食性昆虫那样敏感而已。所以植食性昆虫的食性专化是在这样的生理、生态背景下产生的(钦俊德和王琛柱, 2001;王琛柱和钦俊德, 2007)。

那么,植食性昆虫在食性特化的过程中,成虫的行为选择与幼虫的生理表现何者起首要作用?对于这个问题的回答,分为两派。以 Dethier 为代表的一派认为,昆虫与植物建立关系需要克服的第一个障碍是行为上的。昆虫在接触植物营养和有毒的因素之前必须首先感受和区分所遇到的植物,因此 Dethier 认为成虫的偏好是主要的,昆虫要实现寄主的转移,对潜在寄主信号的感受和反应是首要的(Berenbaum and Feeny, 2008)。但与此相反,Ehrlich 和 Raven 则强调昆虫在寄主转移过程中,植物它感素和幼虫解毒作用起主导作用,并指出一类昆虫被限定在相对小的寄主范围后,原来有排斥作用的次生物质可能变为引诱物质,典型的例子如十字花科植物和取食它们的蝴蝶的关系(Ehrlich and Raven, 1964)。这两种观点都有各自的证据,前者的如有的雌虫把卵产在不能支持其后代生长发育的植物上,

后者的包括昆虫新定殖的寄主植物一般享有与原寄主相同的次生物质种类。无论何种观点,昆虫与植物要建立寄生关系,昆虫必须同时在行为和生理上适应潜在的寄主,这些性状应是可遗传的。在鳞翅目昆虫,雌性产卵偏好的种间差异一般与 X 染色体有关,其雌性是异配性别(即雌性的性染色体为 XY)(Thompson and Pellmyr, 1991)。如果相关性状是由隐性基因调控,这种 X 连锁的性状将得到快速演化。有关幼虫取食选择遗传基础的报道很少,已有的结果表明成虫产卵选择与幼虫取食选择在遗传上并不一定相关(Nylin and Janz, 1996)。我们通过分析棉铃虫、烟青虫、杂交一代以及回交代末龄幼虫对棉花和辣椒叶片的取食选择行为发现,常染色体上的单个主效基因影响幼虫对棉花和辣椒的取食选择行为,并且棉铃虫对烟青虫的等位基因有部分的显性作用(Tang *et al.*, 2006)。但除了遗传的因素之外,也可能受到一些表观遗传甚至非遗传因素的影响。有证据表明,有的昆虫的幼虫取食经历会影响成虫的产卵偏好,主要通过化学信号的遗赠或记忆的保持(Akhtar and Isman, 2003; Moreau *et al.*, 2008)。相信随着对昆虫与植物关系的化学机制和遗传基础的深入了解,有关的问题会不断得到解决。

另一个重要问题是,既然大多数植食性昆虫有寄主专化的倾向,那么为什么还有广食性的昆虫?而且它们中的不少还相当成功,常常成为农业生产的大害虫?我们不妨这样认识这一问题,虽然昆虫向专食性演化是一个大趋势,但不能排除食性变广的演化也存在。在多数情况下,昆虫食性的专化是演化的重要策略,但在不稳定的环境条件下,一些昆虫食性的广化也不失为一种正确的演化策略,这样可以减小依赖于专一的寄主作为自身生态和进化命运的风险。因此,植食性昆虫的寄主范围演化的过程伴随着昆虫寄主转移,其结果导致很多昆虫的寄主范围变窄,而有的却变广。我们的一项研究为此提供了间接的证据,在研究棉铃虫和烟青虫及其反交代雌蛾的性信息素生物合成途径时发现,Δ9 脱饱和酶是烟青虫性信息素生物合成系统中主要的脱饱和酶,而 Δ11 脱饱和酶则是棉铃虫中唯一的脱饱和酶(Wang *et al.*, 2005);从脱饱和酶基因进化的规律看,Δ9 脱饱和酶应较 Δ11 脱饱和酶更原始(Roelofs and Rooney, 2003),由此推论,广食性的棉铃虫较专食性的烟青虫更为进化,这一推论在铃夜蛾类昆虫的线粒体 DNA 分子系统发生树上也得到验证(Behere *et al.*, 2007)。

八、结语

植食性昆虫对寄主的选择是农业昆虫学和化学生态学等领域经久不衰的研究主题。影响植食性昆虫寄主选择的因素很多,有直接的原因、个体发育的原因、系统发生的原因,更有自然选择的根本原因,其中包括植物的化学因素、昆虫的感觉生理、神经局限性、发育变化、学习、寄主利用的种系遗传,还有食物资源的可得性、天敌因素、昆虫的种间竞争等,但最核心的因素当数植物的化学组成,尤其是植物次生物质的作用。

昆虫与植物关系是如此复杂多样,到目前学者们所提出的理论和假说数不胜

数，相关的专著和文献更是多得惊人，很难用一篇文章和有限的系统加以概括。本文只是从作者所从事的蛾类与寄主植物相互作用研究的角度，对涉及的主要问题加以粗略的概述和举例，需要深入探寻的问题依然很多。首先，昆虫通过视觉、嗅觉、味觉、触觉等感觉器官感受到如此多的信息，将如何对这些信号进行整合、处理？神经生物学的发展有可能使这方面有新的突破。其次，昆虫的寄主属性如行为选择和生理表现是如何遗传的？我们可借日新月异的分子生物学，特别在果蝇、蜜蜂、家蚕等模式昆虫上最先得到新的发现，同时为研究其他昆虫带来机遇。第三，昆虫的经验、学习和记忆在寄主植物选择过程中起怎样的作用？这方面过去研究相对薄弱，研究潜力很大，有关发现将可能发展和完善现有理论和假说。第四，昆虫如何实现寄主转移？寄主植物范围是如何演化的？这些老问题依旧是没完没了的研究热点。

参考文献

柏立新，孙洪武，孙以文，束春娥. 1997. 棉铃虫寄主植物种类及其适合性程度. 植物保护学报，24:1-6.

钦俊德，1987. 昆虫与植物的关系:论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京:科学出版社.

钦俊德，王琛柱. 1994. 植物对昆虫的化学防御. 百科知识，175:36-38.

钦俊德，王琛柱. 2001. 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系. 昆虫学报，44:360-365.

麦加文 G. C. 2002. 昆虫 . 王琛柱，译. 北京:中国友谊出版公司.

汤德良，王琛柱，罗林儿，钦俊德. 2000. 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和烟青虫 *H. assulta* 幼虫下颚栓锥感器对某些化合物反应特性的比较. 中国科学 C，30:511-516.

王琛柱，查利文，杨奇华. 1997. 棉铃虫的取食营养特点与棉花抗虫素分布的关系. 昆虫学报，40(增):55-60.

王琛柱，钦俊德. 2007. 昆虫与植物的协同进化:寄主植物-铃夜蛾-寄生蜂相互作用. 昆虫知识，44:311-319.

王琛柱，杨奇华，周明牂. 1991. 二代棉铃虫低龄幼虫取食行为的研究. 植物保护学报，18:335-338.

王琛柱，张青文，杨奇华，周明牂. 1993. 植物抗虫性的化学基础. 植物保护，19:39-41.

宗娜，王琛柱. 2004. 三种夜蛾科昆虫对烟草烟碱的诱导及其与昆虫下唇腺葡萄糖氧化酶的关系. 科学通报，49:1 380-1 385.

宗娜，阎云花，王琛柱. 2003. 昆虫对植物蛋白酶抑制素的诱导及适应机制. 昆虫学报，46:533-539.

Akers R. P. , Wood D. L. 1989. Olfactory orientation responses by walking female *Ips paraconfusus* bark beetles I:Chemotaxis assay. *Journal of Chemical Ecology*, 15:3-24.

Akhtar Y. , Isman M. B. 2003. Larval exposure to oviposition deterrents alters subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. *Journal of Chemical Ecology*, 29:1 853-1 870.

Alborn T. , Turlings T. C. J. , Jones T. H. , Stenhagen G. , Loughrin J. H. , Tumlinson J. H. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276:945-949.

Baker T. C. 1988. Pheromones and flight behavior//Goldsworthy G. , Wheeler C. *Insect Flight*. Baca Raton, FL. CRC Press, 231-255.

Becerra J. X. 2003. Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* , 100:12 804-12 807.

Beck S. D. 1972. Nutrition adaption and environment//Rodriguez J. G. *Insect and Mite Nutrition*. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. , 1-6.

Behere G. T. , Tay W. T. , Russell D. A. , Heckel D. G. , Appleton B. R. , Kranthi K. R. , Batterham P. 2007. Mitochondrial DNA analysis of field populations of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and of its relationship to *H. zea*. *BMC Evolutionary Biology*, 7:117.

Berenbaum M. R. 1980. Adaptive significance of midgut pH in larval lepidoptera. *American Naturalist*, 115:138-146.

Berenbaum M. R. 1986. Target site insensitivity in insect-plant interaction//Brattsten B. , Ahmad S. *Molecular Aspects of Insect-Plant Associations*. New York: Plenum, 257.

Berenbaum M. R. 1990. Evolution of specialization in insect-umbellifer associations. *Annual Review of Entomology*, 35:319-343.

Berenbaum M. R. , Feeny P. P. 2008. Chemical mediation of host-plant specialization: the papilionid paradigm//Tilmon K. J. *Specialization, Speciation, and Radiation: the Evolutionary Biology of Herbivorous Insects* . Berkeley: University of California Press, 3-19.

Bernays E. A. 1989. Host range in phytophagous insects: the potential role of generalist predators. *Evolutionary Ecology*, 3:299-311.

Bernays E. A. 1991. Relationship between deterrence and toxicity of plant secondary compounds for the grasshopper *Schistocerca americana*. *Journal of Chemical Ecology*, 17:2 519-2 526.

Bernays E. A. 1998. The value of being a resource specialist: behavioral support for a neural hypothesis. *American Naturalist*, 151:451-464.

Bernays E. A. 2001. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology*, 46:703-727.

Bernays E. A. , Chapman R. F. 1994. *Host-plant Selection by Phytophagous Insects*. New York: Chapman and Hall.

Bernays E. A. , Chapman R. F. 2000. A neurophysiological study of sensitivity to a feeding deterrent in two sister species of *Heliothis* with different diet breadths. *Journal of Insect Physiology*, 46:905-912.

Bernays E. A. , Minkenberg O. P. J. M. 1997. Insect herbivores: different reasons for being a generalist. *Ecology*, 78:1 157-1 169.

Bernays E. A. , Oppenheim S. , Chapman R. F. , Kwon H. , Gould F. 2000. Taste sensitivity of insect herbivores to deterrents is greater in specialists than in generalists: A behavioral test of the hypothesis with two closely related caterpillars. *Journal of Chemical Ecology*, 26:547-563.

Brattsten L. B. 1987. Inducibility of metabolic insecticide defenses in boll weevils and tobacco budworm caterpillars. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 27:13-23.

Brattsten L. B. 1989. Potential role of plant allelochemicals in the development of insecticide resistance//Barbosa P. L. D. K. *Novel Aspects of Insect-Plant Interactions*. New York: Wiley, 313.

Brattsten L. B. 1991. Bioengineering of crop plants and resistant biotype evolution in insects: counter-

acting coevolution. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 17:253-267.

Campbell C. L., McCaffrey J. P. 1991. Population trends, seasonal phenology, and impact of *Chrysolina quadrigemmina*, *C. hyperici*(Coleoptera:Chrysomelidae), and *Agrilus hyperici*(Coleoptera:Buprestidae) associated with *Hypericum perforatum* in Northern Idaho. *Environmental Entomology*, 20: 303-315.

Courtney S. P., Kibota T. T. 1989. Mother doesn't know best: selection of hosts by ovipositing insects// Bernays E. A. *Insect-Plant Interactions*. Baca Raton, FL:CRC Press, 161-188.

Craig T. P., Itami J. K. 2008. Evolution of preference and performance relationships// Tilmon K. J. *Specialization, Speciation, and Radiation: the Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. Berkeley: University of California Press, 3-19.

David C. T. 1982. Competition between fixed and moving stripes in the control of orientation by flying *Drosophila*. *Physiological Entomology*, 7:151-156.

del Campo M. L., Miles C. I. 2003. Chemosensory tuning to a host recognition cue in the facultative specialist larvae of the moth *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology*, 206:3 979-3 990.

del Campo M. L., Miles C. I., Schroeder F. C., Mueller C., Booker R., Renwick J. A. 2001. Host recognition by the tobacco hornworm is mediated by a host plant compound. *Nature*, 411:186-189.

Despres L., David J. P., Gallet C. 2007. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends in Ecology & Evolution*, 22:298-307.

Dickens J. C. 2001. Orientation of Colorado potato beetle to natural and synthetic blends of volatiles emitted by potato plants. *Agricultural and Forest Entomology*, 2:167-172.

Ehrlich P. R., Raven P. H. 1964. Butterflies and plants: a study in co-evolution. *Evolution*, 18:586-608.

Feeny P. P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores//Gilbert L. E., Raven P. H. *Coevolution of Animals and Plants*. Austin, Texas: University of Texas Press, 3-19.

Feyereisen R. 2005. Insect cytochrome P450//Gilbert L. I., Iatrou K., Gill S. S. *Comprehensive Molecular Insect Science*. New York: Elsevier, 1-77.

Fraenkel G. S. 1959. The raison d'Etre of secondary plant substances. *Science*, 129:1 466-1 470.

Francis F., Vanhaelen N., Haubruge E. 2005. Glutathione *S*-transferases in the adaptation to plant secondary metabolites in the *Myzus persicae* aphid. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 58:166-174.

Glendinning J. I., Davis A., Ramaswamy S. 2002. Contribution of different taste cells and signaling pathways to the discrimination of "bitter" taste stimuli by an insect. *The Journal of Neuroscience*, 22:7 281-7 287.

Harborne J. B. 1993. *Introduction to Ecological Biochemistry*. 4th ed. London: Academic Press..

Hirayama C., Konno K., Wasano N., Nakamura M. 2007. Differential effects of sugar-mimic alkaloids in mulberry latex on sugar metabolism and disaccharidases of Eri and domesticated silkworms: enzymatic adaptation of *Bombyx mori* to mulberry defense. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 37:1 348-1 358.

Hsiao T. H. 1978. Host plant adaptations among geographic populations of the Colorado patato beetle. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24:437-447.

Hsiao T. H. 1985. Feeding behavior//Kerkut G. A., Gilbert L. I. *Comprehensive Insect Physiology*,

Biochemistry and Pharmacology. Vol. 9. New York:Pergamon Press, 495-512.

Ivie G. W., Bull D. L., Beier R. C., Pryor N. W., Oertli E. H. 1983. Metabolic detoxification: mechanism of insect resistance to plant psoralens. *Science*, 221:374-376.

Jaenike J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:243-274.

Jermy T. 1966. Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 9:1-12.

Kennedy F. S. 1953. Host plant selection in Aphididae. Trans 9th Int. Congr. Entomol. (Amsterdam)2:106-113.

Konno K., Ono H., Nakamura M., Tateishi K., Hirayama C., Tamura Y., Hattori M., Koyama A., Kohno K. 2006. Mulberry latex rich in antidiabetic sugar-mimic alkaloids forces dieting on caterpillars. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 103:1 337-1 341.

Kuhn J., Pettersson E. M., Feld B. K., Burse A., Termonia A., Pasteels J. M., Boland W. 2004. Selective transport systems mediate sequestration of plant glucosides in leaf beetles: a molecular basis for adaptation and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 101:13 808-13 813.

Li W. M., Schuler M. A., Berenbaum M. R. 2003. Diversification of furanocoumarin-metabolizing cytochrome P450 monooxygenases in two papilionids: Specificity and substrate encounter rate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 100:14 593-14 598.

Li X. C., Schuler M. A., Berenbaum M. R. 2002. Jasmonate and salicylate induce expression of herbivore cytochrome P450 genes. *Nature*, 419:712-715.

Lindroth R. L. 1989a. Chemical ecology of the luna moth: Effects of host plant on detoxification enzyme activity. *Journal of Chemical Ecology*, 15:2 019-2 029.

Lindroth R. L. 1989b. Biochemical detoxification: mechanism of differential tiger swallowtail tolerance to phenolic glycosides. *Oecologia*, 81:219-224.

Lindroth R. L., Scriber J. M., Hsia M. T. S. 1988. Chemical ecology of the tiger swallowtail: mediation of host use by phenolic glycosides. *Ecology*, 69:814-822.

Martin M. M., Martin J. S. 1984. Surfactants: their role in preventing the precipitation of proteins by tannins in insect gut. *Oecologia*, 61:342-345.

McClure M. S. 1980. Competition between exotic species: scale insects on hemlock. *Ecology*, 61:1 391-1 401.

Metcalf R. L. 1989. Insect resistance to insecticide. *Pesticide Science*, 26:333-358.

Miller J. R., Strickler K. L. 1984. Finding and accepting host plants//Bell W. J., Carde R. T. *Chemical Ecology of Insects*. London: Chapman and Hall, 127-157.

Moreau J., Rahme J., Benrey B., Thiery D. 2008. Larval host plant origin modifies the adult oviposition preference of the female European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Naturwissenschaften*, 95:317-324.

Morris C. E. 1984. Electrophysiological effects of cholinergic agents on the CNS of a nicotine-resistant insect, the tobacco hornworm(*Manduca sexta*). *Journal of Experimental Zoology*, 229:361-374.

Musser R. O. 2005. Insect saliva: An integrative approach. *Arcjoves of Insect Biochemistry and Physiology*, 58:53.

Musser R. O. , Hum-Musser S. M. , Eichenseer H. , Peiffer M. , Ervin G. , Murphy J. B. , Felton G. W. 2002. Herbivory: Caterpillar saliva beats plant defences —A new weapon emerges in the evolutionary arms race between plants and herbivores. *Nature*, 416:599-600.

Nylin S. , Janz N. 1996. Host plant preferences in the comma butterfly (*Polygonia calbum*): do parents and offspring agree? *Ecoscience*, 3:285-289.

Painter R. H. 1951. *Insect Resitance in Crop Plants*. New York: Macmillian.

Price P. W. 2003. *Macroevolutionary Theory on Macroecological Patterns*. UK: Cambridge.

Prokopy R. J. 1968. Visual responses of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae): orchard studies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 11:403-422.

Prokopy R. J. , Owens E. D. 1978. Visual generalist vs. specialist phytophagous insects: host selection behavior and application to management. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24:409-420.

Reese J. C. 1979. Interaction of allelochemicals with nutrients in herbivore food//Rosenthal G. A. , Janzen D. H. *Herbivores, Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. New York: Academic Press, 309-330.

Rhoades D. F. , Cates R. G. 1976. Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry//Wallace J. W. , Mansell R. L. *Biochemical Interaction between Plants and Insects*. New York: Planum Press, 168-213.

Riffell J. A. , Lei H. , Christensen T. A. , Hildebrand J. G. 2009. Characterization and coding of behaviorally significant odor mixtures. *Current Biology*, 19:335-340.

Roelofs W. L. , Rooney A. P. 2003. Molecular genetics and evolution of pheromone biosynthesis in Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 100:14 599.

Roseland C. R. , Bates M. B. , Carlson R. B. , Oseto C. Y. 1992. Discrimination of sunflower volatiles by the red sunflower seed weevil. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 62:99-106.

Schoonhoven L. M. , van Loon J. J. A. 2002. An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48 (Suppl. 1):215-263.

Schoonhoven L. M. , van Loon J. J. A. , Dicke M. 2006. *Insect-Plant Biology: from Physiology to Evolution*. Oxford: Oxford University Press.

Scriber J. M. 1986. Allelochemicals and alimentary ecology: heterosis in a hybrid zone//Brattsten L. B. A. S. *Molecular Aspects of Insect-Plant Associations*. New York: Plenum, 43.

Scudder G. G. E. , Moore L. V. , Isman M. B. 1986. Sequestration of cardenolides in *Oncopeltus fasciatus*: Morphological and physiological adaptations. *Journal of Chemical Ecology*, 12:1 171-1 187.

Self L. S. , Guthrie F. E. , Hodgson E. 1964. Metabolism of nicotine by tobacco-feeding insects. *Nature*, 204:300-301.

Städler E. 1992. Behavioral responses of insects to plant secondary compounds//Rosenthal G. A. , Berenbaum M. R. *Herbivores, Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. vol. 2. 2nd ed. New York: Academic Press, 45-88.

Stewart A. J. A. 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 11:233-234.

Strong D. R. , Lawton J. H. , Southwood R. S. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Tang Q. B. , Jiang J. W. , Yan Y. H. , Loon J. J. A. , Wang C. Z. 2006. Genetic analysis of larval

host-plant preference in two sibling species of *Helicoverpa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118:221-228.

Thompson J. N., Pellmyr O. 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 36:65-89.

Thorsteinson A. J. 1960. Host selection in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 5: 193-218.

Tingle F. C., Mitchell E. R., Heath R. R. 1990. Preferences of mated *Heliothis virescens* and *H. subflexa* females for host and nonhost volatiles in a flight tunnel. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 2 889-2 898.

Vaishampayan S. M., Waldbauer G., Kogan P. 1975. Visual and olfactory response in orientation to plants by the greenhouse whitefly, *Tryaleurodes vaporariorum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 18:412-422.

van Loon J. J. A., Wang C. Z., Nielsen J. K., Gols R., Qiu Y. T. 2002. Flavonoids from cabbage are feeding stimulants for diamondback moth larvae additional to glucosinolates: Chemoreception and behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 104:27-34.

Venno R. F., McClure M. S. 1983. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed System*. New York: Academic Press.

Visser J. H., Avé D. A. 1978. General green leaf volatiles in the olfactory orientation of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24:738-749.

Wang C. Z., Dong J. F., Tang D. L., Zhang J. H., Li W., Qin J. D. 2004. Host selection of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* and its genetic basis. *Progress in Natural Science*, 14:880-884.

Wang H. L., Zhao C. H., Wang C. Z. 2005. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrid. *Insect Biochemstry and Molecular Biology*, 35:575-583.

Wen Z., Pan L., Berenbaum M. R., Schuler M. A. 2003. Metabolism of linear and angular furanocoumarins by *Papilio polyxenes* CYP6B1 co-expressed with NADPH cytochrome P450 reductase. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 33:937-947.

White R. H. 1985. Insect visual pigments and color vision//Kerkut G. A., Gilbert L. I. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. vol. 6. Oxford: Pergamon Press, 431-493.

Whittaker R. H. 1970. The biochemical ecology of higher plants//Sondheimer E., Simeone J. B. *Chemical Ecology*. New York: Academic Press, 43-70.

Zalucki M. P., Daglish G., Firempong S., Twine P. 1986. The biology and ecology of *Heliothis armigera* (Hubner) and *Heliothis punctigera* Wallengren (Lepidoptera, Noctuidae) in Australia: What do we know? *Australian Journal of Zoology*, 34:779-814.

Zong N., Wang C. Z. 2007. Larval feeding induced defensive responses in tobacco: comparison of two sibling species of *Helicoverpa* with different diet breadths. *Planta*, 226:215-224.

第 7 章

植食性昆虫取食行为的化学生态学机理

张茂新[1]　李文波[1]

摘　要

植食性昆虫的取食行为是指昆虫到达寄主植物上利用触觉、嗅觉和味觉器官对取食部位进行接触、辨识、拒绝或接受并取食以及与此相关的一系列活动。在植食性昆虫与植物的长期协同进化过程中，植物产生了多种多样的防御各种植食性昆虫取食的次生代谢产物，而植食性昆虫为了获得食物，也逐步发展形成了一系列适应特定次生化合物的取食行为机制。对于植食性昆虫取食行为特征的记录和描述，以及深入研究和理解植食性昆虫的取食行为与植物次生代谢产物之间的化学生态学关系及机理，最终有可能揭示植食性昆虫寄主选择行为的机理，将有助于我们进一步认清害虫取食行为的本质，为人为控制害虫的取食行为、保护农作物免遭害虫为害提供科学依据。

① 华南农业大学昆虫生态研究室，广州 510642，E-mail：mxzhang@ scau. edu. cn（张茂新）

前言

在植食性昆虫与植物的长期协同进化过程中，植物以本身的理化特性影响着昆虫的取食行为，昆虫因有发达的感觉系统和很强的活动能力，对于植物的种类或其器官组织有主动选择作用。植食性昆虫与植物通过植物次生物质为媒介的化学通讯一直是国内外科学研究的前沿之一（王琛柱等，2001；钦俊德，2003；Rausher，2001）。植物所含的次生代谢产物及营养成分的质与量对植食性昆虫的寄主选择起着决定性作用（钦俊德等，2001）。对于植食性昆虫取食行为特征的记录和描述，以及深入研究和理解植食性昆虫的取食行为与植物次生代谢产物之间的化学生态学关系及机理，最终有可能揭示植食性昆虫寄主选择行为的机理，将有助于我们进一步认清害虫取食行为的本质，为人为控制害虫的取食行为、保护农作物免遭害虫为害提供科学依据；对作物的抗虫育种、植物保护剂的研发以及害虫的可持续控制都有重要的实践意义（庞雄飞，1999；2001；杜家纬，2001；Smart *et al.*，1994；Foster *et al.*，1997；Pickett *et al.*，1997）。

一、植食性昆虫的取食行为

昆虫的取食行为可概括为三个主要方面，即食物的选择、取食的方式和取食的速率。不同植食性昆虫的取食行为有先天的系统发育史的根源，也有后天的昆虫个体经历或学习的获得（钦俊德等，2001；吕建华等，2008）。

植食性昆虫的取食行为是指昆虫到达寄主植物上利用触觉、嗅觉和味觉器官对取食部位进行接触、辨识、拒绝或接受并取食以及与此相关的一系列活动（胡祖庆等，2005；Hsiao，1985）。昆虫的取食行为可受多种因素的影响，尤其是寄主植物的理化性质。植物为了防止植食性昆虫的取食，不仅能形成坚硬的角质层、刺、钩和毛等结构进行物理防御（Stoner，1990），以阻止植食性昆虫的取食，延长昆虫的取食时间，更能产生种类繁多的次生代谢物质抑制昆虫的取食，进而影响其消化、代谢及生长发育（Nielsen *et al.*，1977；Tallamy *et al.*，1997）。而植食性昆虫在与植物相互作用的进化过程中，也逐步发展形成了一系列适应特定次生代谢化合物的取食行为机制（Metcalf，1986；Abe *et al.*，2000a；Mewis *et al.*，2006）。

1. 植食性昆虫的取食方式

昆虫口器结构的不同导致了两种主要的取食模式，即咬食或咀嚼植物组织（咀嚼式口器的昆虫）或吸食植物的汁液（刺吸式口器的昆虫）。咀嚼式口器的昆虫用其坚硬的上颚撕裂、切断、钻蛀和磨碎食物，以下颚和下唇辅助上颚将咬碎的植物组织推入口腔。根据它们在植物上的取食部位分为食叶性昆虫、潜叶性昆虫和钻蛀性昆虫。食叶性昆虫生活在植物表面，取食植物的叶片。如蝗虫、竹节虫以及多种鳞翅目、鞘翅目和部分膜翅目昆虫的幼虫。飞蝗取食时前肢协调握住叶片从边缘开始咬食，造成叶片缺刻。虫口数量大时，整个叶片和嫩茎被吃光。小菜蛾（*Plutella xylostella*）的幼虫主要在叶背面取食，初孵幼虫潜入叶肉、叶柄或叶脉内

取食，形成细小的隧道（王纪文等，1991）；2龄初幼虫钻出隧道，在叶面取食叶肉，留下透明的表皮，呈"开天窗"状；3龄后取食造成叶片孔洞或缺刻，严重时仅留叶脉（尤民生等，2007）。潜叶性昆虫，如美洲斑潜蝇（*Liriomyza sativae*）以幼虫在植物叶片的上下表皮之间取食叶肉组织，老熟幼虫离开后在植物叶片上留下虫道。钻蛀性昆虫是在植物茎、芽和果实内蛀食。如三化螟（*Tryporyza incertulas*）幼虫在取食前先在水稻的叶和茎节部位作"环状切割"，咬断大部分维管束，称为"断环"，幼虫在"断环"上部的茎内取食植物组织。小蠹虫则在树的韧皮部取食形成很长的孔道。

植食性昆虫对寄主植物的取食行为是建立在味觉神经元对这些植物物质的探测基础之上。咀嚼式口器的昆虫，其味觉神经元主要位于口器、跗节、产卵器和触角的表皮下，并把树突延伸到栓锥状毛或乳状突的顶端，在乳状突顶部有一个端孔。在昆虫接触植物并进行评价的行为过程中，味觉感受器能够探测到植物表面或植物细胞内的化学性质。不同的昆虫种类甚至昆虫的不同发育阶段，其接触化学感受器的数量有明显差异（Chapman，1982）。成虫有更多的感受器和味觉神经元，特别是鳞翅目和鞘翅目的成虫和幼虫之间的差异可达10倍以上，这可能与成虫具有更复杂的行为有关。一般的，一个味觉感受器由3～5个味觉神经元组成。咀嚼式口器昆虫的典型代表如鳞翅目幼虫，下颚的外颚叶上存在着4个栓锥状味觉感受器，其中位于口腔两侧的一对称为中央栓锥感受器，在中央栓锥感受器外侧的称为侧边栓锥感受器。这4个栓锥感受器对幼虫的食物选择和取食调节起着重要的作用（严福顺等，1993）。

刺吸式口器与咀嚼式口器不同，其上颚及下颚延长形成细长的口针，下唇特化成喙，食窦演化为抽吸液体食物的吸泵（韩召军，2001）。半翅目是刺吸式口器昆虫的主要类群，其上下颚口针插入到植物组织表皮下取食，同时分泌唾液软化植物组织并使细胞破坏。叶蝉将口针刺入木质部吸食大量的汁液才能满足自身对氮和糖类的需要（Brodbeck *et al.*，1993）。同翅目昆虫如蚜虫、白粉虱和其他取食韧皮部的种类用它们的口针穿破植物组织，从外表看似乎完全没有破坏细胞。两个下颚口针连锁在一起形成一个有两个通道的管子，一个通道输送食物，另一个通道分泌唾液。蚜虫分泌水状的唾液，持续大约1 min，随后吸取细胞内的物质（Tjallingii，1995）。褐飞虱用口针刺入寄主植物的维管束外面薄壁组织处，同时分泌凝结的唾液。通常口针通过一个刺点反复刺入薄壁组织，形成鸡爪状的"口针鞘"，然后开始吸汁，在持续取食期间，分泌排泄大量的"蜜露"，污染寄主植物叶片（程遐年等，2003）。烟粉虱（*Bemisia tabaci*）是世界性严重危害温室蔬菜的害虫，其成虫和若虫通常聚集在植物叶片背面、维管束分布处，将口针刺入叶片组织后分泌一根能使口针依附于叶片维管束上的"口针鞘"。若虫口针从叶表面到维管束的长度一般不超过60 mm（Chu *et al.*，1995；1999），成虫口针在刺探过程中把口针穿刺到植物细胞间（Freeman *et al.*，2001）。有一些刺吸式口器的昆虫在其嗜食的寄主植物的韧皮部摄食，但在抗性的品种上却转移到木质部取食，木质部是植物中

营养不良的部分（尤其是含氮浓度低），如二点黑尾叶蝉（*Nephotettix virescens*）（Khan *et al.*，1985）。Auclair 等（1982）推测这可能是由于抗性水稻品种的韧皮部组织内含有抑制昆虫取食或生长发育的抑制剂，从而使二点黑尾叶蝉改变了取食部位（Pathak *et al.*，1969；Auclair *et al.*，1982）。二点黑尾叶蝉的 1 龄若虫在抗性水稻品种上只有 0～3% 发育到成虫期，而在敏感品种上则有 76%～90% 发育到成虫期（Cheng *et al.*，1972）。

蚜虫对于叶片内部的细胞内或细胞外物质的判断只能依靠口针内部的化学感受器，它们是位于内唇和舌的味觉器官上的 100 多个味觉神经元。蚜虫与其他刺吸式口器昆虫的取食行为不同的是：在穿透植物组织和摄食的过程中，到达靶标组织的沿途的细胞并没有被破坏，细胞质和液泡内的物质并没有混合。植物中的一些次生代谢化合物是以糖苷的形式贮存在叶表皮和叶肉细胞中，它们需先转化为糖苷配基后才能成为有活性的化学防御物质。刺吸式口器的昆虫（蚜虫）可以有效地回避这些活性物质。刺吸式口器的昆虫是否接受或拒绝某种植物取决于这种植物体细胞内引起刺激取食作用的次生化合物水平。如甘蓝蚜（*Brevicoryne brassicae*），一种专化性十字花科植物害虫，它的寄主之一欧白芥（*Sinapis alba*），其花序茎中表皮细胞含有比叶片表皮细胞高得多的白芥子苷，与叶片相比，甘蓝蚜更喜欢在花序茎中取食。EPG 记录显示，在叶片上有许多口针刺痕，但刺入的累计时间不超过 2 min。但在花序茎中的一次刺入最后到达韧皮部摄食的时间可持续 10 多分钟（Gabrys *et al.*，1997）。蚜虫拒绝接受某种植物的原因可能是由于触角或跗节上的接触化感接收器感知到了植物表面上的 alleochemicals，也许是在口针刺入到表皮或叶肉细胞过程中或到达韧皮部细胞时探测到抑制取食或影响其生长发育的次生化合物（Van *et al.*，1993；Garzo *et al.*，2002）。

2. 植食性昆虫取食的步骤

昆虫的取食行为多种多样，但取食过程大致相似。植食性昆虫到达一个植物上后，往往对潜在的寄主植物先进行试探，借视觉、嗅觉、味觉等感觉通道对植物形态结构和化学性质及环境所产生的刺激进行编码内导，最后通过中枢神经系统对正、负作用因素进行综合和解码，并根据遗传所形成的模板和生理状态对植物的取舍作出选择。

昆虫与潜在的寄主植物首次接触后，通常会突然停止运动，这种行为称为“滞留”（arrestment），随后将其运动的范围限制在一个较小的区域内。如飞行昆虫第一次降落后，可能会立即飞走，随后又降落到同一片或相邻的叶片上（阎凤鸣，2003）。昆虫一旦降落到植物上，就会通过爬行、轻打等行为接触植物。鳞翅目昆虫的幼虫则摆动头部，沿着植物叶脉、叶缘或茎在植物表面爬动，接触植物的表面，并熟悉周围的气味（Schoonhoven *et al.*，2005）。在昆虫接触植物进行试探的过程中，植物表面的物理性质如毛状体、蜡质层结构、叶片表皮的厚度等可以影响昆虫的寄主选择和取食（钦俊德，1987；Tanton，1962；Romeis *et al.*，1999）。但对许多植食性昆虫而言，仅仅通过接触植物体表面的物理性质，是不能获得足够使其取食的

信息。因此，昆虫在接触植物进行试探的过程中，会不断地用跗节、触角、口器须肢或产卵器敲打、刮擦植物表面，或用口器试探性地咬伤植物和用探针或产卵器刺伤植物，使植物内部的次生代谢产物得以释放。通过化学感受器感应不同植物的特征性次生化合物(Renwick,1994)。昆虫的中枢神经系统通过接触识别和综合评价化学感觉的信息后明确地做出鉴别，然后，在植物上不停地取食(接受该植物)或离开(拒绝接受该植物)。如一些刺吸式口器的蚜虫、叶蝉在接受寄主植物前会先把唾液分泌液注入植物体以分解植物细胞壁，保证取食过程中植物汁液的流通，然后试食这些植物是否适宜取食；而一些咀嚼式口器的蝗虫、鳞翅目昆虫的幼虫可利用其发达的嗅觉和味觉感受器探测植物后再取食(钦俊德,2003)。蝗虫和蚱蜢一般用下颚须或口器接触一下植物表面后，可能不取食就拒绝这种植物。因为蝗虫能够区分不同植物间的蜡质成分组成(Blaney *et al.* ,1970)。昆虫试探性的取食往往比正常的取食量要小，而且在胃中停留的时间比正常摄入食物的时间要长(Schoonhoven *et al.* ,2005)。

3. 对寄主植物的选择

昆虫因有发达的感觉系统和很强的活动能力，对于寄主植物的种类或器官组织有主动选择的能力。从方法论的角度，昆虫选择行为是如何做出的，比较难于证明，尤其是与潜在寄主植物的接触刚发生时。对于不同的寄主植物，植食性昆虫表现出的偏向程度不尽相同。在自然界中，有少数昆虫种类只选择一种或者近似种植物取食，如三化螟(*T. incertulas*)专为害水稻，褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)的寄主仅有水稻和普通野生水稻，称为单食性昆虫。有的可取食数种植物，如小菜蛾(*P. xylostella*)、菜青虫(*Pieris rapae*)、黄曲条跳甲(*Phyllotreta striolata*)等主要为害十字花科植物，马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)为害茄科植物，它们被称为寡食性昆虫。有的可取食多种植物，如棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)幼虫能取食30科200多种植物，斜纹夜蛾(*Prodenia litura*)可取食99科290多种植物，它们被称为多食性昆虫。因为单食性和寡食性的精确概念是很难区分的，因此将单食性和寡食性昆虫统称为专食性昆虫。在英国，记载的5 000多种植食性昆虫中，80%以上是专食性昆虫(Schoonhoven *et al.* ,2005)。

昆虫对植物的选择包括3个主要系统：外周化学接收系统、中枢神经系统(central nervous system,CNS)和内部的化学感受系统。外周化学接收系统感觉复杂的由植物刺激物质和抑制物质组成的化学刺激。中枢神经系统有一个“再次认识”的过程，在中枢神经系统中有一个找寻植物的内部标准或者“映象”，通过昆虫感觉器官传入的信息与中枢神经系统存在的这一映象相比较。昆虫一旦把特定的模式辨识为可接受的信号，便表现出取食行为，就像一个简单的“锁－钥”模式。专食性昆虫的接收器模式与中枢神经系统所设定的某一诱发取食活性的标准更接近，也就是说，专食性昆虫的“锁”是更具选择性的。对于多食性昆虫，有许多轮廓相似的不同接收器(“钥匙”)适合中枢神经系统的模板(“锁”)，并可以诱发多食性昆虫取食(Schoonhoven *et al.* ,2005)。昆虫接受或拒绝一种潜在的食料植物还

取决于其内部的化学感受系统。当食物的组成与生理需求相差太大时，该系统会向中枢神经系统发出警告，从而改变对食物的选择。当然，这 3 个相互作用、紧密相连的系统并不是一个封闭的系统，而是不断地与周围的生态限制因子相互作用着的(Schoonhoven，1991)。假定的这个“锁 - 钥”模式可以遗传，也会随昆虫某些比较深刻的经历发生一些改变。在对马铃薯甲虫外颚叶味觉感觉器设定的试验中可以看到，3 种寄主植物汁液对味觉神经元的刺激作用比那些非寄主植物的更强。马铃薯甲虫成虫外颚叶味觉感受器上 4 个感觉神经元的活性水平如图 7.1 中所示(9 头昆虫平均值在图的底部)。神经元 1 对马铃薯叶片汁液的味觉反应值明显高于对番茄的味觉反应值；而神经元 3 对番茄叶片汁液的味觉反应值高于对马铃薯的味觉反应值，其结果提供了昆虫对不同植物取食行为差异的化学感觉基础。

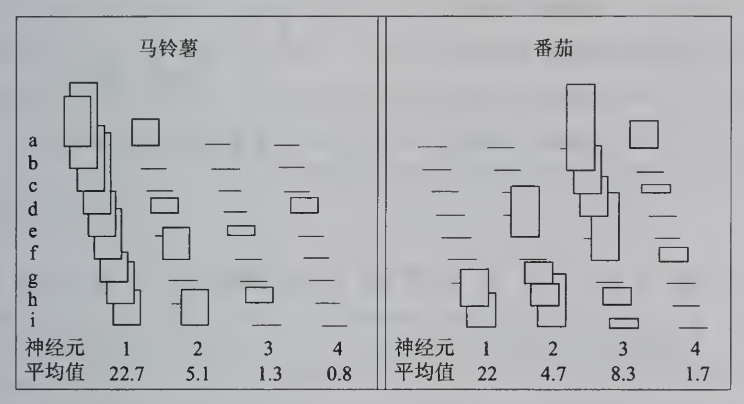


图 7.1　马铃薯甲虫(a ~ i)对马铃薯(*Solanum tuberosum*)和番茄(*Lycopersicon esculentum*)叶片汁液味觉反应的 Across - fibre 模型(引自 Haley Sperling and Mirchell，1990)

在对专食性昆虫菜粉蝶 *P. rapae* 的寄主专化性选择机理研究中发现，菜粉蝶幼虫的中央栓锥感受器内的 4 个味觉神经元分别是糖味觉神经元、黑芥子硫苷酸钾味觉神经元、盐类味觉神经元和取食抑制素神经元；而在侧边栓锥感受器内的 4 个味觉神经元分别是糖味觉神经元、黑芥子硫苷酸钾味觉神经元、氨基酸味觉神经元和取食抑制素神经元(严福顺等，1993)。菜粉蝶幼虫的 2 个“糖味觉神经元”，只对少数糖类物质的刺激产生兴奋，而非氨基酸或次生物质。这 2 个神经元相互重叠却有不同的敏感谱。取食抑制素神经元又称普通味觉神经元，它对一定范围内的非寄主植物次生化合物均可表现出敏感性。用一些抑制素处理寄主植物同样可以激发抑制素神经元的兴奋，从而拒绝对这种植物的取食。在菜粉蝶幼虫的侧边栓锥感受器上有一个专化味觉神经元，对强心烯羟酸内酯类(cardenolides)化合物非常敏感。这一神经元对酚酸类和类黄酮类化合物也较敏感，但感受浓度高于前者的 1 000 倍以上。强心烯羟酸内酯类味觉神经元是唯一一个已知的专化型抑制素神经元，可以看作是从普通抑制素神经元演化而来(Schoonhoven *et al.*，2005)。所有这些神经元对于寄主植物化学物质信号的接受需要一个最低活性阈值，被称为“标记线”，超过这个阈值的信号传至大脑可引起神经元在数量和强度

上的兴奋反应。不同功能的神经元引起的刺激反应强度可以相互抵消。来自于菜粉蝶幼虫外颚叶上侧边栓锥感受器和中央栓锥感受器的糖、氨基酸和黑芥子硫苷酸钾味觉神经元以及内唇中部的糖神经元接收的脉冲对刺激取食是正效应（+）；而抑制素神经元接收的脉冲对取食是负效应（-），即抑制取食。取食或不取食行为取决于正效应脉冲（如神经元刺激频率）与负效应脉冲的比值（图7.2）。

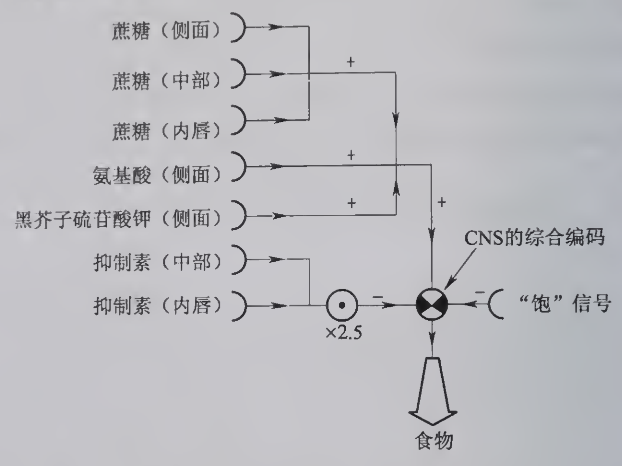


图7.2　来自口器不同化学感受器的刺激脉冲在中枢神经系统（CNS）中综合并调节菜粉蝶幼虫取食行为的示意图（引自 Schoonhoven *et al.*，2005）

多食性昆虫可以取食多种植物，但也不是不受限制地接受所有的绿色植物。甚至一些取食范围较广的昆虫也被限制在几百种植物之内。在这个范围之外的植物很难，甚至完全被拒绝取食（Schoonhoven *et al.*，2005）。对于多食性昆虫，虽然寄主植物广泛，但它们对不同寄主植物的选择性及不同寄主植物对其生存的适合度存在明显差别。如美洲斑潜蝇（*L. sativae*）在广东省的寄主植物有18科69种，喜食豆科和葫芦科蔬菜作物，成虫在番茄和生菜上的取食痕明显少于菜豆、豌豆和黄瓜（余道坚等，2000）。在葫芦科作物中，美洲斑潜蝇成虫和幼虫对丝瓜、白瓜的取食为害程度明显高于黄瓜，而苦瓜上只有很少的成虫取食痕，未见幼虫的取食虫道（张茂新等，2004）。据报道，烟粉虱的寄主植物有600余种（Oliveria *et al.*，2001），对烟粉虱 *B. tabaci* 寄主植物的选择性研究发现，瓜类、甘蓝、扶桑、菜豆和茄子等是烟粉虱最嗜食的寄主（邱宝利等，2001；Tsai *et al.*，1996；Jing *et al.*，2003）。东亚飞蝗（*Locusta migratoria manilensis*）一般被认为是多食性昆虫，在食物缺乏的情况下，可取食包括油菜、白菜、大豆等植物。但在自然情况下，它们嗜食禾本科和莎草科的植物。它们的味觉器官主要分布在口器上。食管下神经节是接受口器内导感觉神经的中心，也是整合味觉信息的场所。飞蝗下颚须末端有400个锥形感受器，大部分为单孔的味觉感受器，每个感受器有5～9个化学感觉神经元和1个机械感觉神经元。它们的轴突通到食管下神经节，在此，与神经节内中间神经元的

树突发生突触联合。Rogers 和 Simpson(1999)研究了飞蝗食管下神经节的中间神经元对小麦和白菜的电位变化。结果表明,下颚须感受器的 112 号中间神经元与小麦、白菜叶组织和它们的甲醇提取物接触时的电位反应有明显差异,首先是电位峰出峰时间不同,其次是电位峰的频率和大小不同,这充分说明了飞蝗对这两种植物造成的化学感觉信息是不同的。

植食性昆虫选择适宜的寄主植物,是通过植物对它们的信号刺激的反应来完成的。如果它们借遗传所规定的信号感觉模式来探测某些植物符合这种模式,它们便很快确定作为食料的植物种类,完成寄主植物的选择。如果寄主植物的信号不明确,或是多种多样,那么选择适宜的寄主植物便需经历较多的曲折,延长了试探的时间。专食性昆虫能通过寄主植物的信号刺激,更快更准确地找到适宜的寄主植物,而多食性昆虫因寄主植物的信号不及专食性昆虫的专一和明确,需费较多的时间而降低效率。从生态关系来看,广食性的取食行为比专食性的更为有利,但实际情况却与此相反,统观植食性昆虫的取食行为,有向专食性演化更为普遍的倾向。专食性发展有利于提高昆虫对寄主植物的选择效率,还可缓和天敌作用所造成的压力。在自然选择中为了克服多食性昆虫的这种缺点,故有向专食性发展的趋势(钦俊德等,2001)。

二、植物次生化合物对植食性昆虫取食行为的影响

早在 200 多年前,瑞士植物学家 Candolle(1804)就认识到植物化学是影响昆虫寄主选择的决定因素。荷兰植物学家 Verschaffelt(1910)第一次揭开了植食性昆虫寄主选择机制的面纱,证明了十字花科植物中的特征次生化合物芥子油苷(glucosinolates)是引起大菜粉蝶[*Artogeia*(*Pieris*) *brassicae*]和小菜粉蝶(*P. rapae*)幼虫取食的决定因素(Schoonhoven *et al.*,2005)。从而引起许多科学家对植物化学,特别是植物次生代谢产物的生态学功能的重视,越来越多的证据证明植物间次生代谢产物在化学组成和结构上存在着明显的不同,在植食性昆虫的取食行为过程中,起着关键性的作用(王琛柱等,1998;Warthen and Morgan,1990)。

1. 引诱和刺激植食性昆虫取食的次生物质

植物中能够引起昆虫向寄主植物正趋性的次生物质称为引诱剂。而能够刺激、促进昆虫取食的次生物质称为刺激剂。对于专食性昆虫,植物中的一些特征性次生代谢物质可作为其取食寄主的"标志性刺激物"(sign stimuli)(阎凤鸣,2003)。如葫芦素是葫芦科专食性昆虫的取食引诱剂(Chambliss *et al.*,1966),葫芦素 B 是柳氏黑守瓜(*Aulacophora lewisii*)、带斑叶甲(*Diabrotica balteata*)、北部玉米根叶甲(*Diabrotica longicirnis*)等取食葫芦科植物的刺激剂,在很低含量(0.001 μg)时就能刺激它们取食(Metcalf,1986;Abe *et al.*,2000a;2005)。辣根跳甲(*Phyllotreta armoraciae*)在自然界仅取食十字花科植物辣根(*Armoracia rusticana*)。已知葡糖硫苷是辣根跳甲取食的刺激剂,但是许多十字花科植物都含有葡糖硫苷,那么辣根跳甲是怎样识别辣根的呢? Nielsen 等(1979)从辣根水提液

的活性组分中分离得到两种黄酮苷类化合物，分别是三羟黄酮醇-3-O-木糖半乳糖苷（kaempferol-3-O-xylosylgalactoside）和栎皮酮-3-O-木糖半乳糖苷（quercetin-3-O-xylosylgalactoside）。三羟黄酮醇-3-O-木糖半乳糖苷和葡糖硫苷的协同刺激使辣根跳甲辨认出了寄主植物（刘绍文，2001）。桑叶中不同的次生化合物对家蚕（*Bombyx mori*）的取食行为有不同的作用（刘绍文，2001）。桑叶乙醚提取物中的柠檬醛、里哪醇、里哪乙酸酯、乙酸萜品酯和β-乙烯醇等挥发物混合物对家蚕幼虫有引诱作用，提取后的残留物用水和甲醇混合液提取，得到的桑叶素（morin）和异栎苷（isoquercitrin）对家蚕有咬嚼活性。多食性的昆虫也能被它们食物中的黄酮类化合物所刺激取食。广泛分布的栎皮酮——芸香苷（quercetin glycoside rutin）是沙漠蝗（*Schistocerca americana*）和夜蛾（*Helicoverpa virescens*）幼虫的取食刺激剂（Schoonhoven，1972；Bernays，1991）。

2. 抑制植食性昆虫取食的次生物质

有些昆虫接受某些植物，并不是植物中存在刺激性物质，而是缺乏抑制取食的物质（或者尚未鉴定出或尚未发现取食刺激物质）；反之，非寄主植物之所以不被昆虫接受，主要是由于其体内含有抑制昆虫取食的化合物（阎凤鸣，2003；Jermy，1966；Schoonhoven，2005）。用这些化合物处理食物后对昆虫失去吸引力或使其味道不佳从而阻止或中断昆虫取食，但并不直接杀死昆虫，昆虫停留在处理植物附近因饥饿而死（Warthen *et al.*，1990）。

（1）昆虫取食抑制素的种类

植物与昆虫相互作用的化学生态学中一个最令人感兴趣的特点是在植物中发现数量惊人的昆虫取食抑制素（Ascher，1979；Argandona *et al.*，1983；Warthen *et al.*，1990）。一种植物可能含有多种抑制昆虫取食的化合物。如 *Warburgia salutaris* 和 *W. stuhlmanii* 含有的活乐木醛（warburganal）、水廖二醛（polygodial）、muzigadial 和 ugandensidial 等，在 0.1 μg/mL 浓度时对非洲贪夜蛾（*Spodoptera exempta*）有显著的拒食作用（Peterse *et al.*，1978）。印楝树（*Azadirachta indica*）对昆虫的拒食作用和生长抑制作用已经引起科学家的极大关注。对印楝的深入研究表明，印楝不同的组织中包括 50 多种柠檬素类（limonoids）及相关的化学物质，许多此类次生物质对植食性昆虫具有取食忌避作用（feeding deterrent）（Isman *et al.*，1996）。从楝科植物（*Guarea macrophylla*）种子中也得到 6 种柠檬素类和原柠檬素类化合物，它们对欧洲玉米螟都具有拒食活性（Jimenez *et al.*，1998）。

抑制昆虫取食的植物次生物质包括：含氮化合物（生物碱和糖苷等）、萜类（单萜、倍半萜、双萜和皂角苷、柠檬苦素类、甾醇类和卡烯内酯等三萜化合物）、酚类（类黄酮、单宁和醌类）以及聚乙酸酯的多炔等。实际上，没有植物是完全不含这些所谓“代谢废物”等类似物的（Waller *et al.*，1978）。植物产生的这些化合物能降低或破坏植物的美味，或抑制昆虫的味觉感受器对嗜食植物的敏感性，或激发了昆虫取食抑制素神经元的活性，从而使植食性昆虫拒绝取食。

茄科植物中的许多生物碱如垂茄碱、番茄碱、辣椒碱（capsaicine）等可抑制马

铃薯叶甲(*Leptinotarsa decemlineata*)取食。禾本科植物中的芦竹碱(gramine)、大麦芽碱(hordenine)和 halostachine 可抑制飞蝗和蚱蜢取食(Rice,1983)。从 *Pilocarpus jaborandi* 中提取的毛果芸香碱(pilocaroine)(0.04 μg/mL)、从 *Strychnos* spp. 植物中提取的马钱子碱(strychnine)(0.03 μg/mL)对家蚕有拒食活性(Warthen and Morgan,1990)。奎宁、马钱子碱、番茄碱、槟榔碱、颠茄碱、咖啡因、野靛碱等可显著降低伏蝇(*Phormia regina*)成虫对蔗糖的摄取(Blades *et al.*,1986)。从番茄叶片里提取的番茄素(tomatine)添加到人工饲料中可抑制烟草天蛾(*Manduca sexta*)的取食(Osier *et al.*,1996)。

倍半萜内酯通常称为"苦味素",已知植物中有 600 多种倍半萜内酯,其中大约 90% 存在于菊科植物中。斑鸠菊属(*Vernonia*)植物中的 glaucolide - A 对 6 种测试的鳞翅目幼虫都有抑制取食作用(Rice,1983)。从野生当归(*Angelica sylvestris*)种子中分离出的红没药烷吉酮(bisabolangelone)对多种鳞翅目、赤拟谷盗(*Tribolium ferrugineum*)和谷斑皮蠹(*Trogoderma granarium*)幼虫以及谷象(*Sitophilus granarius*)、赤拟谷盗(*Tribolium castaneum*)成虫有拒食活性(Nawrot *et al.*,1986;1991;Robert *et al.*,1987;Nawrot *et al.*,1991)。木兹咖皮双醛(muzigagial)和乌干达华尔堡吉亚醛(warburganal)对多种鳞翅目昆虫幼虫如草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)、棉贪夜蛾(*Spodoptera littoralis*)、棉铃虫、烟芽夜蛾、小菜蛾、非洲黏虫以及桃蚜有拒食作用。乌干达华尔堡吉亚醛在 0.1 μg/mL 浓度时即对草地贪夜蛾有拒食作用(徐汉虹,2001)。

柠檬苦素类是楝科、芸香科、苦木科等植物中对昆虫具有多种生物活性的三萜类化合物。从印楝中分离的印楝素对沙蝗(*Schistocerca gregaria*)、黏虫(*Mythimna separata*)和褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)等均具有强烈的拒食作用(荣晓东等,2000;戴建青等,2005;Liang *et al.*,2003)。川楝素也能在较低浓度下对三化螟、菜粉蝶、小菜蛾、亚洲玉米螟、白脉黏虫(*Spodoptera venalba*)等幼虫表现出较强的拒食活性(徐汉虹,2001)。柠檬苦素(limonin)及其衍生物(epilimonol)对马铃薯甲虫有很高的拒食活性(Liu *et al.*,1991a;1991b)。

葫芦科植物广泛存在的、被称为"苦味素"的葫芦素类化合物,对许多植食性昆虫的取食有明显的抑制作用(Hirsh *et al.*,1996;Ling *et al.*,2006)。十字花科的屈曲花属(*Iberis*)、桂竹香属(*Cheiranthus*)和糖芥属(*Erysimum*)植物虽然含有引诱许多十字花科害虫取食的芥子油苷,但却不被这些害虫取食,主要是由于这些植物含有葫芦科、萝藦科(Asclepiadaceae)和夹竹桃科(Apocynaceae)植物中所含有的葫芦素(葫芦素 E 糖苷、葫芦素 E 和 I 等)和强心苷(卡烯内酯类似物),菜粉蝶幼虫和大豆淡足叶甲(*Phyllotreta nemorum*)因此拒绝取食这些植物(Nielsen,1978;Huang *et al.*,1993)。葫芦素也是蜜蜂和胡蜂的取食抑制剂(Chambliss *et al.*,1966)。

苦瓜与其他葫芦科植物相比,很少被昆虫取食。从苦瓜叶片中分离鉴定了多种对昆虫有拒食活性的化合物。Chandravadana 和 Pad(1983)研究发现 momordicin Ⅱ是

苦瓜叶片中抑制南瓜黄守瓜(*Aulacophora foveicollis*)取食的主要拒食剂。凌冰等(2008)从苦瓜叶片乙醇提取物中分离鉴定了两种葫芦烷四环三萜类化合物:momordicin Ⅰ和 momordicin Ⅱ,将它们涂抹在小菜蛾的寄主植物甘蓝叶片上,小菜蛾幼虫的取食量明显减少。momordicin Ⅱ在人工饲料中的含量为0.02% ~0.5%时对黏虫也有显著的拒食作用,拒食率达45% ~60%;当含量为0.5% ~2.5%时对斜纹夜蛾也有明显的拒食作用(Yasui *et al.*,1998)。葫芦素 B 对甜菜夜蛾、小菜蛾和美洲斑潜蝇的取食也有明显的抑制作用(董易之,2005;Ling *et al.*,2006)。我们观察了美洲斑潜蝇在苦瓜和寄主植物豇豆、丝瓜上的取食行为。美洲斑潜蝇是雌成虫用其硬化的产卵器反复刺破植物叶表皮,叶片汁液从刺痕处溢出供它们自己及雄虫取食。因此,所有的刺痕都被认为就是取食咬痕(Parrella,1987;Murphy *et al.*,1999)。美洲斑潜蝇是多食性害虫,能在多种葫芦科植物上产卵和取食,但很少在苦瓜上取食和产卵。实验室观察发现,美洲斑潜蝇雌虫也在苦瓜叶片上降落,但只作短暂的停留。雌虫降落到苦瓜叶表面以后,来回行走,并试图将产卵器刺入叶片里,当产卵器一刺进苦瓜叶片,雌虫立刻表现出焦躁不安,迅速缩回它们的产卵器,并试图去另一个地方重复这一行为。然而,当美洲斑潜蝇雌虫降落到喜食的寄主植物四季豆和丝瓜叶片上时,却很少移动,产卵器刺入寄主叶片产卵,然后取食。从苦瓜叶片提取物中分离得到5种葫芦烷型四环三萜化合物,将它们涂抹在豇豆叶片上,可明显减少美洲斑潜蝇雌虫的刺痕数。

丁布[4 - dihydroxy - 7 - methoxy - (*2H*) - 1,4 - benzoxazin - 3(*4H*) - one,DIMBOA]是羟基肟酸类化合物。丁布及其糖苷广泛分布于多种禾本科作物中,是小麦、玉米、黑麦和水稻等抗虫品种的主要活性化合物(Argandona *et al.*,1980;1981;Beck *et al.*,1983)。在选择性试验中,在不含丁布的饲料上的麦二叉蚜(*Schizaphis graminum*)数量明显多于含有丁布的饲料。电子监测仪的观察结果表明,在1 mmol/L 的低浓度丁布饲料上,麦二叉蚜在刺探后有较长时间的刺吸摄食波,但在8 mmol/L 的高浓度丁布饲料上的刺吸摄食波是典型的持续时间短、简单的、多次刺探、无吸食的波。在平均吸食时间与丁布4个浓度之间呈一个明显的负相关性(Argandona *et al.*,1983)。丁布也是玉米螟和玉米穗夜蛾(*Heliothis zea*)的取食抑制剂(阎凤鸣等,1996;Reed *et al.*,1972)。当玉米植株被玉米螟上颚咬破时,丁布糖苷立即被消化为葡萄糖和丁布,丁布抑制了玉米螟的取食行为。丁布主要存在于小麦和玉米的维管束鞘细胞内,在韧皮部汁液中的浓度较低(Givovich *et al.*,1991)。抗性水稻品种的水蒸气提取物也可以改变叶蝉在敏感品种上的取食行为。用抗性水稻品种"ASD7"的水蒸气提取物喷洒到敏感品种上,可以改变二点黑尾叶蝉在敏感品种上的取食行为。使用含量为1 000 ~4 000 μg/mL 的提取物喷洒到敏感品种"TN1"稻苗上以后,二点黑尾叶蝉在处理"TN1"稻苗上的刺探次数随着处理浓度的增加明显增多,在韧皮部累计吸食的时间明显缩短,而在木质部吸食的累计时间却明显延长(Khan *et al.*,1984)。

单宁的存在会使食料产生不良的味觉,从而影响了植食性昆虫的取食行为及

取食量(Bennett,1965;Feeny,1968)。几种黄酮类化合物对波纹棘胚小蠹取食的试验表明,黄酮、黄烷酮和黄酮醇均表现为抑制取食,但黄烷-3-醇是较强的取食刺激剂(石碧等,2000)。从卫矛科植物苦皮藤和雷公藤根皮和种子中分离鉴定出苦皮藤素Ⅰ,对害虫具有拒食活性(吴文君等,1998)。

大量的研究结果表明,多食性昆虫对取食抑制素的敏感性比专食性昆虫低。如印楝素,7 μg/mL 浓度时对大菜粉蝶幼虫的拒食率达 50%,对多食性的草地夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)幼虫的拒食率达 50% 所需要的含量高达 315 μg/mL;900 μg/mL的黑芥子硫苷酸钾对北美黑凤蝶(*Papilio polyxenes*)的拒食率为 66%,对多食性的蓓带夜蛾(*Barathra configurata*)的拒食率为 50% 时所需要的含量为 3 100 μg/mL(Schoonhoven *et al.*,2005)。亚麻苦苷对寡食性昆虫(*Heliothis subflexa*)和多食性烟芽夜蛾(*H. virescens*)的拒食率为 40% 时所需要的含量分别为 1 235 μg/mL和 12 350 μg/mL;3 540 μg/mL 的咖啡单宁酸对 *Heliothis subflexa* 的拒食率为 45%,而浓度增加 10 倍后对烟芽夜蛾的拒食率只有 50% (Bernays,2000)。0.06 μg/mL的水杨苷(salicin)对家蚕有拒食活性,对非洲飞蝗的拒食含量为 1 000 μg/mL(Warthen *et al.*,1990)。

对于多食性的昆虫如飞蝗、棉铃虫等,它们对食料植物仍有选择的特点,只不过对某些抑食作用的植物次生物质没有像专食性昆虫那样敏感而已。棉铃虫幼虫是多食性害虫,能取食 30 科 200 多种植物。烟青虫是寡食性害虫,主要在烟草和辣椒上取食。用 6 龄棉铃虫幼虫分别在含有典型次生化合物的植物棉花(含有棉酚)、番茄(含有番茄苷)、烟草(含有烟碱)和辣椒(含有辣椒素)上取食,在相同时间内的取食量比例为 10.0∶8.6∶8.3∶7.6;而 6 龄烟青虫幼虫在相同时间内对棉花、烟草、番茄和辣椒叶片的取食量比例为 2.2∶10.0∶4.1∶7.8。当棉铃虫和烟青虫幼虫的下颚感受器被割除后,棉铃虫幼虫对供试 4 种植物叶片的食量比例与割除前无明显变化,但烟青虫幼虫对供试 4 种植物叶片的食量比例与割除前发生了明显变化。下颚感受器被割除后,烟青虫对原来不喜欢的棉花、番茄和辣椒叶片的取食量明显增加,说明烟青虫下颚味觉感受器对植物所含的抑食因素更为敏感,因此在取食行为上对食物的选择更为严格(钦俊德,2003)。

一般情况下,从植物提取物中分离纯化的某种取食抑制剂单独以其在植物中所含的浓度进行测定时,其拒食活性往往比植物本身低,但在高浓度时会表现出明显的拒食活性。当把所有单体化合物混合使用时,就会有一个可与植物本身相比的增加的拒食效果(Adams *et al.*,1978)。

(2)取食抑制剂的作用机理

昆虫味觉感受器由栓锥形或毛状感受器组成,多分布于触角、口器、足和产卵器等部位,感受器顶端具微孔,通过接触水溶性物质而获得信息。就拒食作用而言,取食行为既依赖于昆虫化学感受器神经信息的输入,又依赖于中枢神经对这些输入信息的综合分析。因此,取食行为被抑制的原因可能是由于刺激取食的感受器信息输入中断,也可能是由于特化的"抑制素神经元"受到刺激,或者两者共同

发生作用。

从水蓼(*Polygonum hydropiper*)植株中提取的水蓼二醛对许多鳞翅目幼虫、桃蚜和无翅紫瘤蚜的取食有抑制作用(徐汉虹,2001)。电生理实验证明,10^{-3} mol/L浓度的水蓼二醛溶液对大菜粉蝶幼虫下颚外颚叶上的中央栓锥感受器内的取食抑制素神经元有一触即发的激活作用。取食抑制素神经元受激发,将非食物信号传入中枢神经系统继而产生拒食行为,这可能正是水蓼二醛抑制大菜粉蝶幼虫取食的原因之一。在侧边栓锥感受器上,水蓼二醛对感受器内的所有4个味觉神经元并不像在中央栓锥感觉器上那样有一触即发的作用,若延长刺激时间,对其中的糖、氨基酸和芥子油苷神经元的活性也有较强的抑制作用。糖、氨基酸和芥子油苷感受细胞的活性受到抑制后,致使在正常情况下能对大菜粉蝶幼虫取食起刺激或调节作用的这些物质的敏感性减弱,这可能是水蓼二醛抑制大菜粉蝶幼虫取食的又一个因素(严福顺等,1993)。木兹咖皮双醛可以抑制欧洲粉蝶侧边栓锥味觉感受器的蔗糖和芥子油苷味觉神经元的敏感性,处理2 min就出现不规则的高电位活性现象。乌干达华尔堡吉亚醛处理后,欧洲粉蝶侧边栓锥感受器面觉神经元表现出“瞬间爆发活性”,在中央栓锥感受器的味觉神经元上无此现象(Schoonhoven *et al.*,1989)。

印楝产品可以抑制昆虫通常用于识别合适食物的肠胃感受器(gustatory)的刺激作用,或刺激这些感受器而产生“负反应”,从而阻止取食。昆虫幼虫可以由于饥饿或消化系统生化变化而死亡(马德岭等,2005)。川楝素的拒食作用与昆虫的神经冲动被阻碍有关。施玉梁等(1986)用电生理方法证明,川楝素作用于与取食有关的化学感受器,使之丧失了对食物刺激的正常敏感性,抑制了感觉冲动的传入。廖春燕等(1986)对黏虫栓锥感受器作了扫描电镜观察,川楝素抑制了幼虫下颚须栓锥感受器和下颚瘤状体栓锥感受器。Schoonhove 和 Luo(1994)报道,浓度为10^{-9} mol/L的川楝素就能抑制大菜粉蝶侧边栓锥感受器的糖神经元的敏感性反应并诱发中央栓锥感受器抑制素神经元的“爆发式反应”,导致神经系统内取食信息的传递受到破坏,使试虫失去味觉功能而表现出拒食反应。苦楝素水溶液对小菜蛾幼虫的取食有明显的抑制作用,电生理试验证明10^{-6}mol/L浓度的苦楝素水溶液激活了小菜蛾幼虫下颚中央栓锥感受器内的取食抑制素敏感神经元(严福顺等,1995)。

(3)取食抑制物质的浓度变化对昆虫取食行为的影响

取食抑制物质的浓度可随植物的年龄或结构而变化,进而影响昆虫的取食行为。飞蝗(*Locusta migratoria*)和蚱蜢(*Melanoplus bivittatus*)对20多种禾本科植物的取食行为的试验发现,它们对同一寄主植物来说更喜欢成熟的叶片而不喜欢幼苗(Rice,1983)。饥饿5 h的飞蝗若虫在相同时间内取食成熟叶片的食量比吃幼嫩叶片的大9倍。黑麦草(*Lolium perenne*)中的生物碱(halostachine)可抑制蝗虫取食,它以很高的浓度存在于黑麦幼苗中,随着植株的成熟其浓度减低。存在于大麦(*Hordcum* spp.)中的芦竹碱(gramine)和大麦芽碱(hordenine)也以最高浓度存在

于幼苗的叶片中，这两种化合物都是双带蚱蜢的取食抑制剂。作为玉米螟幼虫取食抑制剂的丁布也是在玉米幼苗中比成熟株中含量高（Klun *et al.*，1969）。植食性昆虫对寄主取食部位的选择与不同器官或组织中的有害次生物质的浓度密切相关。王琛柱等（1997）的研究结果表明，棉铃虫取食棉花顶尖嫩叶、转移蛀食蕾铃的行为与有关器官或组织中的类萜烯及单宁的浓度密切相关。在棉花 6 叶期和现蕾初期之间，顶尖嫩叶内类萜烯及单宁的浓度均较低，棉铃虫成虫喜产卵于顶尖嫩叶上，孵化的低龄幼虫首先钻蛀顶尖嫩叶取食。随着棉株的生长发育，现蕾后的顶尖嫩叶中的单宁浓度直线上升，顶尖嫩叶及蕾铃外层的苞叶、花萼、花瓣和铃皮中的单宁含量均明显高于花粉、子房和铃心，构成幼虫取食的屏障，棉铃虫幼虫则以钻蛀蕾铃心取食的方式加以适应（王琛柱等，1997）。红槲栎树（*Quercus robur*）叶片中单宁浓度及结构的变化影响着多种昆虫的取食和生活史。在 4 月叶片中的单宁含量为叶片干重的 0.5%，许多蝶类和蛾类幼虫出现在栎树叶片上取食，往往 5 月达到很高浓度。6 月随着叶片的成熟，单宁含量增加到干重的 1% 以上，而且主要是缩合单宁。6 月中旬许多昆虫就突然离开栎树而到其他树上取食了。9 月栎树叶片中的单宁含量达 5%（李绍文，2001；Rice，1983）。单宁在木本植物叶片中的含量很高，是其防御植食性昆虫取食的重要屏障。

3. 虫伤诱导的取食行为的改变

植物被昆虫取食后可通过改变自身次生物质的组成和含量来影响昆虫的取食行为。如释放引诱和刺激同种个体昆虫取食的引诱剂和刺激剂，或增加和释放对昆虫取食、生长发育有抑制作用或有毒的次生化合物排斥和抑制同种昆虫个体继续取食。特别是对于这些诱导的取食抑制剂，昆虫发展了多种多样的“躲避取食行为”，如取食前的开槽、画圈行为等。

植物的乳液防御物质（latex defense）常导致一些昆虫采用切割叶脉的取食行为。粉纹夜蛾（*Trichoplusia ni* Hübner）是多食性昆虫，寄主植物范围有 20 多科，包括众多栽培作物，是美国北部十字花科植物和莴苣的重要害虫（Dussourd，2003）。粉纹夜蛾之所以能够取食这么多种的寄主植物，从某种程度上来说，是因为它可以在植物叶片上通过切出一条沟槽切断用于输送防御物质的植物导管。如粉纹夜蛾幼虫在莴苣（*Lactuca sativa* L.）（菊科）、荷兰芹（*Petroselinum crispum*）（伞形花科）和黄瓜（*Cucumis sativus* L.）（葫芦科）叶片上取食前，常常在离叶片端部一定距离处用口器沿着垂直于叶脉的方向来回轻咬，一条窄窄的、连续的沟槽带横贯于叶片，这样它就在叶片端部分割出的一块区域内取食。横切的这一沟槽减少了幼虫在取食过程中与渗出液（如乳浆）的接触（Dussourd *et al.*，1991；1994）。粉纹夜蛾在红花半边莲（*Lobelia cardinalis* L.）（桔梗科）这样能够运载乳汁的植物上取食时同样也切出沟槽。切出的这一沟槽切断分泌导管，减少了在沟槽的远端，粉纹夜蛾取食点渗出液的渗出量（Dussourd，1999）。而在长叶车前（*Plantago lanceolata* L.）叶片上，粉纹夜蛾幼虫则不会横切出沟槽（Dussourd *et al.*，1994）。如果在幼虫取食长叶车前的时候把莴苣或黄瓜汁液涂抹在幼虫口器上，幼虫通常会停止取食并

在长叶车前叶片上横切出沟槽，做出的反应犹如这些汁液来自于长叶车前叶片(Dussourd,1997)。Dussourd(2003)从莴苣、荷兰芹和红花半边莲叶片渗出液中分别提取分离出莴苣苦内酯(lactucin)、肉豆蔻醚(myristicin)和洛贝林(lobeline)。这些化合物在没有其他渗出液成分存在时都会诱导粉纹夜蛾幼虫在长叶车前叶片上横切出沟槽。据报道，这些化合物对多种植食性昆虫有取食抑制作用或者毒性(Picman,1986;Mullin *et al.*,1991;Sessa *et al.*,2000)。有效的刺激物有多种多样的结构，说明粉纹夜蛾幼虫对刺激物信号的感知有多个受体参与，并且这些受体具有广泛的协调性(Dussourd,2003)。

Dussourd(2003)观察到，供试的粉纹夜蛾幼虫在它们采取横切行为之前必须与诱导横切的化合物溶液不断接触，才能完成切割任务。在涂抹第1滴刺激物后，仅有6%供试幼虫表现出横切行为，第2滴后32%，第3滴后31%，第4~6滴后31%。在涂抹第1滴刺激物后，有一些幼虫会在继续取食前横切1条或多条叶脉(132头幼虫有9%)，或者仅切一条短的沟槽(52%)。增加供试刺激物的滴数，幼虫会保持横切。即使这样也只有39%幼虫沿着它们第一次横切的路线持续横切出一条完整的沟槽。这说明，粉纹夜蛾幼虫的横切行为并不是一个固定不变的行为模式，也不是给一次刺激就能完成。相反，幼虫需要不断的刺激才能连续进行横切。在有乳汁渗出的植物上，横切导致汁液都流到沟槽处。幼虫大概是不断遇到乳汁中横切诱导刺激物直到横切处的所有乳汁断绝，幼虫才开始停止横切进行取食。

植物在遭受植食性昆虫攻击后，会在次生化合物的组成方面产生明显的变化，这些变化将影响到植食性昆虫的取食行为。黄足黄守瓜(*Aulacophora femoralis chinensis* Weise)是一种在中国广为分布的瓜类植物害虫，黄守瓜成虫对一些瓜类植物就是采用先划圈后取食圈内叶组织的方法(孔垂华等,2004;杨晓等,2005)，孔垂华等(2004)的研究结果揭示了这一取食行为的机理。黄瓜子叶被黄足黄守瓜取食后，能迅速增加葫芦素的种类，诱导产生了抑制黄足黄守瓜取食的葫芦素I，并达到抑制其取食的浓度，同时，葫芦素C的含量也增加了10倍。这表明黄瓜对黄守瓜的取食产生了化学响应。黄足黄守瓜为了应对黄瓜的这一化学响应机制而采取了划圈取食的行为，这不仅阻断了圈内黄瓜叶组织进一步合成葫芦素，也使圈外叶组织合成的葫芦素不能迁移到圈内，从而使得黄足黄守瓜能取食圈内的叶组织。研究结果发现，离体的黄瓜鲜叶脱离了黄瓜幼苗后，就不再具备相应的化学应答机制，黄足黄守瓜可直接取食离体鲜叶。另外，黄瓜幼苗子叶在黄足黄守瓜取食后增加的葫芦素C和I的含量，能持续相当长的时间，使黄足黄守瓜不能取食同一瓜叶，以保证自身在短期内不被进一步侵食。大量的研究结果表明，葫芦素对许多植食性昆虫有拒食和毒害活性(Hirsh *et al.*,1996;Abe *et al.*,2000b;Ling *et al.*,2006)。黄足黄守瓜的取食行为和黄瓜的化学响应是它们为生存而形成的一种巧妙的自我保护策略。

南瓜瓢虫(*Epilachna borealis*)是原产于美国中部和东北部的植食性瓢虫，主要

为害葫芦。在其取食前，成虫常常在寄主叶片上，垂直于叶柄的一个叶缘处开始，向另一个叶缘咬出一个环形的沟槽，切断叶柄，然后便在圈内组织上取食 1 ~ 3 h。然后再去取食另一个新鲜叶片。在田间观察，南瓜瓢虫很少在由它自己为害或同种其他个体为害过的叶片上取食。化学分析结果表明，南瓜瓢虫取食为害葫芦叶片后触发了受害叶片及其邻近叶片中次生化合物葫芦素 B 和 D 含量的增加，这两种化合物能够有效地抑制南瓜瓢虫的取食行为。南瓜瓢虫的画圈取食行为阻止了植物防御物质转移到取食部位，从而保证了南瓜瓢虫食物的适口性和质量（Tallamy，1985）。

虫害诱导的植物挥发物或非挥发物会对同种的植食性昆虫个体产生引诱刺激取食的作用。研究发现，甜菜蚜（*Aphis fabae* Scopoli）更易于接受已经遭受蚜虫伤害的小麦作为寄主植物（Prado *et al.*，1997）。蚜虫取食刺激韧皮部组织化合物的同化，使它们对蚜虫本身的营养更为有利。

4. 刺激与抑制次生化合物的平衡

无论是初级代谢物质还是次生代谢物质都会对昆虫的取食行为产生刺激或抑制作用，而两者之间的平衡决定了昆虫对寄主植物的选择（Dethier，1984）。这个“平衡模型”有助于我们更好地理解专食性昆虫的寄主选择行为。植物次生物质对于大多数昆虫种类来说是植物抑制植食性昆虫取食的一种自身防御物质，只有一些专食性昆虫以某些植物特有的次生物质为取食刺激物（Fraenkel，1959）。如菜粉蝶、黄曲条跳甲等专食性昆虫与十字花科植物之间的化学信息联系，这些昆虫特化的化学感受器能够准确地识别寄主植物释放的芥子油苷（Schoonhoven，2005）。对于多食性昆虫，植物中的初级代谢产物（糖、蛋白质、氨基酸等）足以刺激其取食，这些昆虫不取食某些植物主要是因为那些植物含有大量的取食抑制物（Jermy，1966），取食抑制物质的存在抵消了这些刺激物的作用（Schoonhoven *et al.*，2005）。十字花科植物中的硫代葡萄糖苷对专食性的芜菁淡足跳甲（*Phyllotreta nemorum*）和菜粉蝶是取食刺激剂，但它们避而不食十字花科植物屈曲花（*Iberis amara*）的叶片。从屈曲花叶片提取物中分离鉴定出十字花科植物中少见的葫芦素 E 糖苷（2 - *O* - *β* - glucopyranosylcucurbitacin E），它对芜菁淡足跳甲和菜粉蝶有明显的抑制取食作用（Nielsen，1978；Huang *et al.*，1993）。屈曲花同时含有硫代葡萄糖苷和葫芦素 E 糖苷，这就使它们避免了已对硫代葡萄糖苷产生适应的昆虫的取食和为害。十字花科中的桂竹香属（*Cheiranthus*）和糖芥属（*Erysimum*）植物含有萝藦科（Asclepiadaceae）和夹竹桃科（Apocynaceae）植物中所含有的苦味素葫芦素 E 和强心苷（卡烯内酯类似物），菜粉蝶和跳甲因此拒绝取食这些植物（Huang *et al.*，1995）。

5. 植食性昆虫的食性记忆和改变

植食性昆虫在选择寄主植物的过程中对其自然寄主和可接受的非自然寄主范围内各种植物的相对嗜好程度，尽管主要是由遗传本质所控制，但却可依环境条件及昆虫个体的经历不同而有所改变（李月红等，2004；Huang *et al.*，1995；

Glendinning *et al.* ,2001)。因经历不同而导致的行为变化在植食性昆虫中是一种普遍现象,称之为"学习行为"。昆虫在取食过程中的学习行为影响着植食性昆虫对寄主植物的选择。用人工饲料饲养的谷实夜蛾(*Helicoverpa zea*)进入5龄时分成4组,分别用甘蓝(*Brassicaoleracea*)、天竺葵(*Pelargonium hortorum*)、蒲公英(*Taraxacum officinale*)和人工饲料继续饲养至6龄,然后将4个组的6龄幼虫分别接入放有3种植物叶碟的皿内让其选择取食。结果显示,每组6龄幼虫所选择的最喜欢食物正是5龄期幼虫所取食的植物;而用人工饲料饲养的幼虫对3种供试植物叶碟却表现出了不同程度的喜好。这种在已经历过的植物上取食的现象称为嗜好性诱导(induction of preference)(Schoonhoven *et al.* ,2005)。初孵化的斜纹夜蛾幼虫往往喜欢以最先接触到的那种植物为食(杨闻笛,2006)。许多植食性昆虫当重复接触某一刺激后会导致其对该刺激行为反应的减弱,表现为习惯性反应,且习惯化一旦发生就会持续一段相当长的时间。已有研究表明,一些植食性昆虫当预先经历了含有取食抑制素的食物后,可增加对这类食物的嗜好性和取食量。如沙漠蝗和飞蝗在取食了经取食抑制素(nicotine hydrogen tartrate,NHT)处理的高粱叶片后,与未经处理的高粱叶片相比,嗜好性和取食量明显增加(Szentesi *et al.* ,1984)。而且,沙漠蝗的习惯性反应强于专食性的飞蝗(Schoonhoven *et al.* ,2005)。沙漠蝗若虫对NHT的习惯性反应可能涉及中枢神经系统对周围神经系统传来的信息的存储和编码(Szentesi *et al.* ,1984)。Cassenaer和Laurent(2007)首次在蝗虫上描述了"锋电位时间依赖可塑性"。他们的活体研究还表明,"锋电位时间依赖可塑性"是将从感觉器官到大脑记忆中心的神经通道上的嗅觉信息的神经编码保留下来的关键。这一发现为了解昆虫脑中回路动态、构架和学习之间的关系提供了新线索(王琛柱,2007)。对于专食性的昆虫由于它们紧密地与寄主源植物特征次生化合物的存在联系在一起,是高强度的刺激。因此,它们对寄主源植物信息化合物的反应天生比较固定和强烈,故表现出对取食抑制素的习惯性反应较弱。但对于多食性昆虫,长时间使用一种拒食剂容易引起昆虫的习惯性反应,低浓度也能引起习惯性反应。植物的化学成分是由多组分组成,植食性昆虫对单一抑制素的习惯性反应较快,但对植物提取物的混合物就较难产生习惯性反应。如用印楝素反复刺激斜纹贪夜蛾(*Spodoptera litura*)5龄幼虫后,其可很快产生习惯性反应,但对以印楝素为主要成分的印楝提取物却不能产生习惯性反应(Bomford *et al.* ,1996)。

三、昆虫取食行为控制剂与害虫可持续控制

随着昆虫取食行为与植物次生代谢物间相互关系的阐明及其机理研究的不断深入,已发展形成了一系列的害虫取食行为调控技术措施。如种植驱避植物和诱集植物,使用取食刺激剂和拒食剂,以及"诱集+诱集"、"推-拉牵制"策略中几种措施的协同使用等。有害生物综合治理(IPM)策略,并不总是需要杀死那些试图控制的害虫,而强调充分利用各种措施将有害生物种群控制在经济允许的受害水

平之下，达到适合农林业可持续发展的需求平衡（庞雄飞，1999）。

1. 害虫取食行为的调控

（1）引诱剂和刺激剂

苦味的葫芦烷三萜对多数非嗜食植食性昆虫有拒食和驱避作用，但它们对 *Diabrotica*、*Aulacophora* 和 *Acalymma* 等属的害虫却是强的引诱剂。引诱剂的发现提供了一种昆虫群体或农业害虫的监测方法，也可进而用于防治农业害虫。以葫芦素 B 为主要成分的诱饵已被利用在田间诱捕害虫（Lance *et al.*，1992；Brust *et al.*，1995）。

（2）拒食剂

拒食剂（feeding deterrent）又称为取食制止剂（antifeeding）或抗食欲剂（antiappentent），可定义为一种抑制昆虫取食但不直接杀死昆虫的化合物，或是通过昆虫外围神经改变昆虫行为（即直接作用于化学感受器）、引起昆虫取食过程受阻的物质。拒食剂使害虫间接通过饥饿致死，对寄生性和捕食性天敌及传粉昆虫均较安全，且污染小，具有很好的生态效益，这些优势和特点在害虫综合治理中将发挥巨大的作用。目前生产中推广应用的印楝素及其不同制剂，对 200 多种昆虫有明显的拒食活性（嵇保中等，2001；徐汉虹，2004）。李晓东等（1995）测定了印楝素对斜纹夜蛾 4 龄幼虫的拒食作用，拒食中含量为 1.1 μg/mL。Ascher（1979）、Warthen 和 Morgan（1990）分别总结了 1963—1978 年和 1976—1987 年所发表的植物源昆虫取食抑制剂，其中许多化合物对农业害虫的取食有显著的抑制作用。如马兜铃属（*Aristolochia* spp.）的植物含有的马兜铃酸（aristolochi acid）在 0.01 μg/mL 时对非洲飞蝗（*Locusta migratoria migratoria*）就有拒食作用。*Warburgia* 属植物 *W. salutaris* 和 *W. stuhlmanii* 含有的活乐木醛和 muzigadial 在 0.1 μg/mL 时对非洲贪夜蛾（*Spodoptera exempta*）、棉贪夜蛾（*S. littoralis*）有显著的拒食作用。毛果芸香碱（1 ~ 5 μg/mL）、马钱子碱（1 μg/mL）对菜粉蝶有拒食活性（Warthen *et al.*，1990）。这么高的生物活性证明筛选高效的拒食化合物是非常有前景的。

Jimenez 等（1996，1998）从楝科植物墨西哥桃花心木（*Swietenia humilis*）中发现了 10 种以上的柠檬类素，包括 6 种在种子中发现的含量为 0.021% ~ 0.29% 的新化合物 humilinolids。当昆虫食物中混有 0.005% 的这些柠檬素类化合物时就会显著减少多食性的欧洲玉米螟（*Ostrinia nubilalis*）的取食，幼虫生长缓慢，延迟化蛹和羽化，并提高死亡率。最近的研究表明这些柠檬素类处理过的饲料能引起玉米象取食量的显著减少（Carde *et al.*，2004）。*Trichilia americana* 的提取物对斜纹夜蛾（*Spodoptera litura*）具有很强的拒食活性，由于取食量减少和对食物的消化能力降低而导致生长发育缓慢（Wheeler *et al.*，2001）。从 *Trichilia trifolia* 的木质组织中提取到三种新的 C_{11} 环可以改变的 dolabellanes 类化合物。这些物质对米象属（*Sitophilus*）具有非常强的拒食活性（Ramirez *et al.*，2000）。因此，我们可以看到在害虫综合治理中昆虫取食抑制剂有着很大的开发和应用潜力。到 2000 年底，我国正式登记注册的植物源农药品种达 26 个，产品有 73 个，生产厂家 102 个（顾宝根，2000），品种包括烟碱、苦参碱、鱼藤酮、茴蒿素、苦皮藤素、川楝素、印楝素、茶皂素

和乙蒜素等抑制害虫取食行为的植物源制剂(吴文君,1998;郝乃斌等,1999;徐汉虹,2001)。

2. 几种措施的协同使用与害虫可持续控制

种植引诱植物,集中诱杀。瓜类作物是烟粉虱喜好的寄主,在田间将瓜类作物同时间种到菜花行中间,把烟粉虱成虫吸引到瓜苗上,在菜花间苗施肥时,将菜花和瓜苗同时喷施拟除虫菊酯类杀虫剂,然后把带有大量烟粉虱卵和若虫的瓜苗除掉销毁,可以显著减轻菜花上烟粉虱的种群数量(刘同先,2005)。

"取食刺激剂+杀虫剂毒饵"策略。苦味的葫芦烷三萜对多数非嗜食植食性昆虫具有拒食和驱避作用,但它们对 *Diabrotica*、*Aulacophora* 和 *Acalymma* 等属的害虫却是强的引诱剂。引诱剂的发现提供了一种昆虫群体或农业害虫的监测方法,也可进而用于防治农业害虫。

玉米根叶甲(*Diabrotica virgifera virgifera*)是北美玉米种植区最具破坏性的害虫(Levine *et al.*,1991)。由于长期使用化学农药防治,使其对多种农药产生了抗药性。用少量的氨基甲酸盐类杀虫剂(作为昆虫抑制剂)和葫芦素(作为取食刺激剂)混合成诱饵,可有效地控制叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 和 *D. undecimpunctata howardi*。一种以葫芦素为取食刺激剂的毒饵(西维因0.3%,葫芦素5.0%,几种花的引诱物0.5%)在美国南达科他州玉米地使用。此毒饵7~14 kg/hm^2 防治 *Diabrotica virgifera virgifera* 和 *D. barberi*,虫口分别减少了77%~85%和55%~92%。持效期可达1~2周,大大减少了杀虫剂的使用量(Lance *et al.*,1992)。这种毒饵也可有效地防治香瓜上的叶甲 *Acalymma vittatum*(Brust *et al.*,1995)。玉米根叶甲综合防治策略中的一项重要措施就是大面积地使用以葫芦素为诱饵+西维因的毒饵制剂 SLAMReg,诱杀玉米根叶甲。仅美国堪萨斯州,从1997—2000年防治面积就达41.4 km^2(Wilde *et al.*,1998)。1997年在美国艾奥瓦州防治面积达2 440 hm^2(Tollefson,1998)。有毒诱饵的应用大大减少了化学杀虫剂的使用量,延缓了害虫的抗药性发展,同时减少了农药对环境和土壤的污染。

四、结语

害虫取食行为的研究不仅能提高我们对昆虫取食行为的理解,也为害虫控制提供了科学依据。随着植物化学微量分析技术的提高,很多能够调节昆虫行为的植物次生化合物的结构被鉴定并加以利用。这些化合物的大多数如印楝素、葫芦素类化合物以及从苦瓜叶分离得到的 momordicin Ⅰ、momordicin Ⅱ等,相对分子质量大,结构复杂,人工化学合成比较困难,成为应用的制约因素。研究利用植物细胞工程和植物细胞大规模培养技术生产这些化合物成为当务之急。行为控制方法面临的问题与杀虫剂所面临的问题相同。一是用于行为控制的许多化合物,特别是植物中含有的抑制取食的化合物,对各种生物的毒性测定工作尚未完成;二是昆虫对于植物的变异可通过学习行为来适应是一种重要的适应策略,虽然害虫对行为控制的抗性还没有观察到,但昆虫个体的学习行为将导致产生抗性(李月红等,

2004;Collins *et al.*,1985;Waldvogel *et al.*,1990),特别是多食性昆虫会对拒食剂产生习惯性反应,这将大大降低防治效果。植物源取食刺激剂和拒食剂的开发和应用研究目前还只是初步的,对这一领域的深入研究在害虫综合防治中具有广阔的应用前景。

参考文献

程遐年,吴进才,马飞.2003.褐飞虱研究与防治.北京:中国农业出版社,43-44.

戴建青,黄志伟,杜家纬.2005.印楝素乳油对斜纹夜蛾的生物活性及田间防效研究.应用生态学报,16:1 095-1 098.

董易之,张茂新,凌冰.2005.葫芦素B对甜菜夜蛾取食和产卵行为的影响.华南农业大学学报,26:56-58.

杜家纬.2001.植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制.植物生理学报,27:193-200.

顾宝根.2000.我国生物农药现状及发展前景.农资科技,(2):22-23.

韩召军.2001.植物保护性通论.北京:高等教育出版社,54-61.

郝乃斌,戈巧英.1999.中国植物源杀虫剂的研制与应用.植物学通报,16:495-503.

胡祖庆,亢菊侠,赵惠燕,时卫东.2005.昆虫行为学的研究与展望.陕西农业科学,(6):61-63.

嵇保中,孙云霄.2001.印楝质杀虫剂的生物活性及作用机制研究进展.中国森林病虫,21:23-28.

孔垂华,梁文举,杨晓,张茂新,胡飞.2004.黄守瓜取食行为的机理及黄瓜的化学应答.科学通报,49:1 258-1 262.

李绍文.2001.生态生物化学.北京:北京大学出版社,222-231.

李月红,刘树生.2004.植食性昆虫的学习行为.昆虫学报,47:106-116.

李晓东,陈文奎,胡美英.1995.印楝素、闹羊花素-Ⅲ对斜纹夜蛾的生物活性及作用机理的研究.华南农业大学学报,16:80-85.

廖春燕,刘秀琼.1986.黏虫幼虫感受器扫描电镜观察及川楝素的抑制作用.华南农业大学学报,7:43-46.

凌冰,王国才,轧霁,张茂新,梁广文.2008.苦瓜叶提取物对小菜蛾的拒食活性及有效成分研究.中国农业科学,41:3 116-3 122.

刘同先.2005.美国烟粉虱综合治理研究:回顾、进展和成果综述//刘同先,康乐.昆虫学研究进展与展望.北京:科学出版社,271-315.

吕建华,李月红,刘树生.2008.植食性昆虫学习行为与害虫治理的关系.昆虫知识,45:663-667.

马德岭,Zalucki M. P.,Gordh G.,Wegener M.,铃木芳人,渡边朋也,于建垒,林相璀.2005.利用印楝提取物和其他植物源农药治理棉铃虫//刘同先,康乐.昆虫学研究进展与展望.北京:科学出版社,334-386.

庞雄飞.1999.植物保护剂与植物免害工程.世界科技研究与发展,21:24-28.

庞雄飞,张茂新,侯有明,焦懿,岑伊静.2001.植物保护剂防治害虫效果的评价方法.应用生态学报,11:108-110.

钦俊德.1987.昆虫与植物的关系——论昆虫与植物的相互作用及其演化.北京:科学出版社.

钦俊德,王琛柱.2001.论昆虫与植物的相互作用和进化的关系.昆虫学报,44:360-365.

钦俊德.2003.诠释植食性昆虫是怎样选择食料植物的.生物学通报,38:1-3.

邱宝利,任顺祥,孙同兴,林莉,邝灼彬.2001.广东地区烟粉虱寄主植物调查初报.华南农业大学

学报,22:43-47.
荣晓东,徐汉虹,赵善欢.2000.植物性杀虫剂印楝素的研究进展.农药学学报,2:9-14.
施玉粱,王文萍,廖春燕,赵善欢.1986.川楝素抑制黏虫幼虫化学感受器诱发峰的观察.昆虫学报,29:233-238.
石碧,狄莹.2000.植物多酚.北京:科学出版社,285-290.
王琛柱,查利文,杨奇华.1997.棉铃虫的取食营养特点与棉花抗虫素分布的关系.昆虫学报,40(增刊):55-60.
王琛柱,钦俊德.1998.昆虫与植物相互作用的研究进展.世界农业,(4):33-35.
王琛柱.2007.蝗虫记忆的新发现.昆虫知识,44:784.
王纪文,伍海森,林钰.1991.小菜蛾在海南的生物学与防治的研究.海南大学学报(自然科学版),9:45-48.
吴文君,刘惠霞,朱靖博.1998.天然产物杀虫剂——原理、方法、实践.西安:陕西科学技术出版社.
徐汉虹.2001.杀虫植物与植物性杀虫剂.北京:中国农业出版社,175-181.
严福顺.1995.印楝树成分 Azadirachtin 和 Salannin 对菜粉蝶幼虫的拒食作用.动物学集刊,12:49-53.
严福顺,Schoonhoven L. M. 1993.大菜粉蝶幼虫外颚叶味觉感器对蓼二醛的电生理反应.昆虫学报,36:1-7.
杨晓,孔垂华,梁文举,张茂新,胡飞.2005.守瓜属甲虫的取食行为与寄主植物葫芦素种类的关系.应用生态学报,16:1 326-1 329.
杨闻笛.2006.斜纹夜蛾取食水葫芦的观察.杂草科学,(3):32-34.
尤民生,魏辉.2007.小菜蛾的研究.北京:中国农业出版社,17.
余道坚,周润杰,周昌清,李雨庭.2000.美洲斑潜蝇寄主选择性的研究.中山大学学报(自然科学版),39:87-90.
阎凤鸣,李松岗,许崇仁,林昌善.1996.丁布对亚洲玉米螟的拒食作用及生长发育的影响.北京大学学报(自然科学版),32:254-258.
阎凤鸣.2003.化学生态学.北京:科学出版社,50-67.
张茂新,凌冰,曾玲,庞雄飞.2004.几种葫芦科植物中葫芦素 B 对美洲斑潜蝇寄主选择影响.生态学报,24:2 564-2 568.
Abe M. , Matsuda K. 2000a. Feeding responses of four phytophagous lady beetle species (Coleoptera: Coccinellidae) to cucurbitacins and alkaloids. *Applied Entomology and Zoology*, 35:257-264.
Abe M. , Matsuda K. , Tamaki Y. 2000b. Differences in feeding response among three cucurbitaceous feeding leaf beetles to cucurbitacins. *Applied Entomology and Zoology*, 35:137-142.
Abe M. , Matsuda K. 2005. Chemical factors influencing the feeding preference of three *Aulacophora* leaf beetle species (Coleoptera: Chrysomelidae). *Applied Entomology and Zoology*, 40:161-168.
Adams C. M. , Darnays E. A. 1978. The effect of combinations of deterrents on the feeding behaviour of *Locusta migratoria*. *Entomology Experiment and Apply*, 23:101.
Alliende M. C. 1989. Demographic studies of a diocious tree. Ⅱ. The distribution of leaf predation within and between trees. *Journal of Ecology*, 77:1 048-1 058.
Argandona V. H. , Luza J. G. , Niemeyer H. M. , Corcuera L. J. 1980. Role of hydroxamic acids in the resistance of cereals to aphids. *Phytochemistry*, 19:1 665-1 668.

Argandona V. H. ,Niemeyer H. M. ,Corcuera L. J. 1981. Effect of content and distribution of hydroxamic acids in wheat on infestation by the aphid *Schizaphis graminum. Phytochemistry*,20:673-676.

Argandona V. H. ,Corcuera L. J. ,Niemeyer H. M. ,Campbell B. C. 1983. Toxicity and feeding deterrency of hydroxamic acids from Gramineae in synthetic diets against the greenbug,*Schizaphis graminum. Entomology Experiment and Apply*,34:134-138.

Ascher K. R. S. 1979. Fifteen years(1963—1978) of organotin antifeedants—a chronological bibliography. *Phytoparasitica*,7:117.

Auclair J. L. ,Baldos E. ,Heinrichs E. A. 1982. Biochemical evidence for the feeding sites of the leafhoppers *Nephotettix virescens* within susceptible and resistant rice plants. *Insect Science Apply*,3:29-34.

Beck D. L. ,Dunn G. M. ,Routley D. G. ,Bowman J. S. 1983. Biochemical basis of resistance in corn to the corn leaf aphid. *Crop Science*,23:995-998.

Bennett S. E. 1965. Tannic acid as a repellent and toxicant to alfalfa wcevil larvae. *Journal Economic Entomology*,58:372-373.

Bernays E. A. ,Howard J. J. ,Champagne D. ,Estesen B. J. 1991. Rutin:a phagostimulant for the polyphagous acridid *Schistocerca americana. Entomologia Experimentalis et Applicata*,60:19-28.

Bernays E. A. ,Oppenheim S. ,Chapman R. E. ,Kwon H. ,Gould F. 2000. Taste sensitivity of insect herbivores to deterrents is greater in specialists than in generalists:a behavioral test of the hypothesis with two closely related caterpillars. *Journal of Chemical Ecology*,26:547-563.

Blaney W. M. ,Chapman R. F. 1970. The function of the maxillary palps of Acridida(Orthoptera). *Entomology Experiment and Apply*,13:363-376.

Blades D. ,Mitchell B. K. 1986. Effect of alkaloids on feeding by *Phormia regina. Entomologia Experimentalis et Applicata*,4:299-304.

Bomford M. K. ,Isman M. B. 1996. Desensitization of fifth instar *Spodoptera litura*(Lepidoptera:Noctuidae)toazadirachtin and neem. *Entomologia Experimentalis et Applicata*,81:307-313.

Brodbeck B. V. ,Mizell R. F. ,Andersen P. C. 1993. Physiological and behavioral adaptations of three species of leafhoppers in response to the dilute nutrient content of xylem fluid. *Journal of Insect Physiology*,39:73-81.

Brust G. E. ,Foster R. E. 1995. Semiochemical-based toxic baits for control of striped cucumber beetle (Coleoptera:Chrysomelidae) in cantaloupe. *Journal of Economic Entomology*,88:112-116.

Chapman R. F. 1982. Chemoreception:the significance of receptor numbers. *Advances in Insect Physiology*,16:247-256.

Carde R. T. ,Millar J. G. 2004. *Advances in Insect Chemical Ecology*. Cambridge:Cambridge University Press.

Chambliss O. L. ,Jones C. M. 1966. Cucurbitant:specific insect attractants in cucurbitaceae. *Science*,153:1 392-1 393.

Chandravadana M. V. ,Pan A. B. 1983. Triterpenoid feeding deterrent of *Raphidopalpa foveicollis* L. (red pumpkin beetle)from *Momordica charantia* L. *Current Science*,52:87-88.

Cheng C. H. ,Pathak M. D. 1972. Resistance to *Nephotettix virescens* in rice varieties. *Journal of Economic Entomology*,65:1 148-1 153.

Collins R. D. ,Carde R. T. 1985. Variation in and heritability of aspects of pheromone production in the

penk bollworm moth, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera : Gelechiidae). *Annals of the Entomological Society America*, 78 : 229-234.

Chu C. C., Henneberry T. J., Cohen A. C. 1995. *Bemisia argentifolii* (Homoptera : Aleyrodidae) : Host preference and factors affecting oviposition and feeding site preference. *Environment Entomology*, 24 : 354-360.

Chu C. C., Cohen A. C., Natwick E. T., Henneberry T. J. 1999. *Bemisia tabaci* (Homoptera : Aleyrodidae) biotype B colonization and leaf morphology relationship in upland cotton cultivars. *Australia Journal Entomology*, 38 : 127-131.

Dethier V. G. 1984. Mechanisms of host plant recognition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31 : 49-56.

Dussourd D. E., Denno R. F. 1991. Deactivation of plant defense : Correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology*, 72 : 1 383-1 396.

Dussourd D. E., Denno R. F. 1994. Host range of generalist caterpillars : Trenching permits feeding on plants with secretory canals. *Ecology*, 75 : 69-78.

Dussourd D. E. 1997. Plant exudates trigger leaf-trenching by cabbage loopers, *Trichoplusia ni*. *Oecologia*, 112 : 362-369.

Dussourd D. E. 1999. Behavioral sabotage of plant defense ; Do vein cuts and trenches reduce insect exposure to exudates? *Journal Insect Behavioral*, 12 : 501-515.

Dussourd D. E. 2003. Chemical stimulants of leaf-trenching by cabbage loopers : natural products, neurotransmitters, insecticides, and drugs. *Journal of Chemical Ecology*, 29 : 2 023-2 047.

Fraenkel G. S. 1959. The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, 129 : 1 466-1 470.

Freeman T. P., Buckner J. S., Nelson D. R. 2001. Stylet penetration by *Bemisia argentifolii* (Homoptera : Aleyrodidae) into host leaf tissue. *Annals of the Entomological Society America*, 94 : 761-768.

Foster S. P., Harris M. O. 1997. Behavioral manipulation methods for insect pest-management. *Annual Review of Entomology*, 42 : 123-146.

Feeny P. P. 1968. Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *Journal of Insect Physiology*, 14 : 804-817.

Givovich A., Niemeyer H. M. 1991. Hydroxamic acids affecting barley yellow dwarf virus transmission by the aphid *Rhopalosiphum padi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 59 : 79-85.

Gabrys B., Tjallingii W. F., Van Beek T. A. 1997. Analysis of EPG recorded probing by cabbage aphid on host plant parts with different glucosinolate contents. *Journal of Chemical Ecology*, 23 : 1 661-1 673.

Garzo E., Soria C., Gomez-Guillamon M. L., Fereres A. 2002. Feeding behavior of *Aphis gossypii* resistant accessions on different melon genotypes (*Cucumis melo*). *Phytoparasitica*, 30 : 129-140.

Glendinning J. I., Domdom S., Long E. 2001. Selective adaptation to noxious foods by a herbivorous insect. *Journal of Experimental Biology*, 204 : 3 355-3 367.

Haley Sperling J. L., Mirchell B. K. 1991. A comparative study of host recognition and the sense of taste in *Leptinotarsa*. *Journal of Experimental Biology*, 157 : 439-459.

Hirsh I. S., Barbercheck M. E. 1996. Effects of host plant and cucurbitacin on growth of larval *Diabrotica undecimpunctata howardi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81 : 47-51.

Hsiao T. H. 1985. Feeding behavior//Kerkut G. A. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology*. Oxford: Pergamon Press, 417-512.

Huang P. X., Renwick J. A. A., Sachdev-Gupta K. 1993. Oviposition stimulants and deterrents regulating differential acceptance of *Iberis amara* by *Pieris rapae* and *P. napi* oleracea. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 1 645-1 663.

Huang X. P., Renwick J. A. A. 1995. Cross habituation to feeding deterrents and acceptance of a marginal host plant by *Pieris rapae. Entomologia Experimentalis et Applicata*, 76: 295-302.

Isman M. B., Matsuura H., MacKinnon S. 1996. Phytochemistry of the Meliaceae. *Recent Advences in Phytochemistry*, 30: 155-178.

Jermy T. 1966. Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 9: 1-12.

Jing Y., Huang J. 2003. The orientation of *Bemisia tabaci* Gennadius to different host plants. *Entomology Sinica*, 10: 109-115.

Jimenez A., Mata R., Pereda-Miranda R. 1996. Insecticidal limonoids from *Swietenia humilis* and *Cedrela salvadorensis. Journal of Chemical Ecology*, 23: 1 225-1 234.

Jimenez A., Villarreal C., Toscano R. 1998. Limonoids from *Swietenia humilis* and *Guarea grandiflora. Phytochemistry*, 49: 1 981-1 998.

Khan Z. R., Sacena R. C. 1984. Technique for demonstrating phloem or xylem feeding by leafhoppers (Homoptera: Delphacidae) in rice plant. *Journal of Economic Entomology*, 77: 550-552.

Khan Z. R., Sacena R. C. 1985. Effect of steam distillate extract of a resistant rice variety on feeding behavior of *Nephotettix virescens* (Homoptera: Cicadellidae). *Journal of Economic Entomology*, 78: 562-566.

Klun J. A., Robinson J. F. 1969. Concentration of two 1,4-benzoxazinones in dent corn at various stages of development of the plant and its relation to resistance of the host plant to the European corn borer. *Journal of Economic Entomology*, 62: 214-220.

Lance D. R., Sutter G. R. 1992. Field tests of a semiochemical-based toxic bait for suppression of corn rootworm beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal Economic Entomology*, 85: 967-973.

Levine E., Oloumi-Sadeghi H. 1991. Management of Diabroticite rootworms in corn. *Annual Review of Entomology*, 36: 229-255.

Liang G. M., Chen W., Liu T. X. 2003. Effects of three neem-based insecticides on diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Crop Protection*, 22: 333-340.

Ling B., Xiang Y. L., Dong Y. Z., Hou Y. M. 2006. Oviposition and feeding activity of cucurbitacin B against *Liriomyza sativae* Blachard. *Natural Product Research Development*, 18: 29-32.

Liu Y. B., Alford A. R., Bentley M. D. 1991a. A study on mode of antifeedant effects of epilimonol against *Leptinotarsa decemlinmeata. Entomologia Experimentalis et Applicata*, 60: 13-18.

Liu Y. B., Alford A. R., Bentley M. D. 1991b. Changes in antifeedant activity of limonin double salt in potato leaves. *Journal of Economical Entomology*, 84: 1 154-1 157.

Mewis I., Tokuhisa J. G., Schultz J. C. 2006. Gene expression and glucosinolate accumulation in *Arabidopsis thaliana* in response to generalist and specialist herbivores of different feeding guilds and the role of defense signaling pathways. *Phytochemistry*, 67: 2 450-2 462.

Metcalf R. L. 1986. Coevolutionary adaptations of rootworm beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) to cu-

curbitacins. *Journal of Chemical Ecology*,12:1 109-1 124.

Murphy S. T. ,Lasalle J. 1999. Balancing biological control strategies in the IPM of New World invasive *Liriomyza* leafminers in the field vegetable crops. *Biocentrol News and Information*,20:91-104.

Mullin C. A. ,Alfatafta A. A. ,Harman J. L. ,Everet S. L. ,Serino A. A. 1991. Feeding and toxic effects of floral sesquiterpene lactones,diterpenes,and phenolics from sunflower(*Helianthus annuus* L.) on western corn rootworm. *Journal of Agricultural Food Chemistry*,39:2 293-2 299.

Nielsen J. K. ,Larsen L. M. ,Sorensen H. 1977. Cucurbitacin E and I in *Iberis amara*;feering inhibitors for *Phyllotreta nemorum. Phytochemistry*,16:1 519-1 522.

Nielsen J. K. 1978. Host plant discrimination within cruciferae: feeding responses of four leaf beetles (Coleoptera: Crysomelidae) to glucosinolates, cucurbitacins and cardenolides. *Entomology Experiment and Apply*,24:41-54.

Nielsen J. K. ,Larsen L. M. ,Sorensen H. 1979. Host plant selection of the horseradish flea beetle *Phyllotreta armoraciae*(Coleoptera: Chrysomelidae): identification of two flavonol glycosides stimulating feeding in combination with glucosinolates. *Entomologia Experimentalis et Applicata*,26:40.

Nawrot J. ,Bloszyk E. ,Harmatha J. 1986. Action of antifeedants of plant origin on beetles infesting stored products. *Acta Entomologica Bohemoslovaca*,83:327-335.

Nawrot J. ,Koul O. ,Isman M. B. 1991. Naturally occurring antifeedants: effects on two polyphagous lepidopterans. *Journal of Applied Entomology*,112:194-201.

Oliveria M. R. V. ,Henneberry T. J. ,Anderson P. 2001. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci. Crop Protection*,20:709-723.

Osier T. L. ,Traugott M. S. ,Stamp N. E. 1996. Allelochemicals in tomato leaves affect a specialist insect herbivore *Manduca sexta* negatively but with no ill effects on a generalist insect predator,*Podisus maculiventris. Oikos*,77:481-488.

Pathak M. D. ,Cheng C. H. ,Fortuno M. E. 1969. Resistance to *Nephotettix impicticeps* and *Nilaparvata lugens* in varieties of rice. *Nature*,223:502-504.

Parrella M. P. 1987. Biology of *Liriomyza. Annual Review of Entomology*,32:201-224.

Peterse A. J. G. M. ,Roskam J. H. ,de Grott Ae. 1978. A model synthesis of ring B of warburganal and muzigadial. *Journal Netherlands Chemical Society*,97:277.

Pickett J. A. ,Wadhams L. J. ,Woodcock C. M. 1997. Developing sustainable pest control from chemical ecology. *Agriculture Ecosystems and Environment*,64:149-156.

Picman A. K. 1986. Biological activities of sesquiterpene lactones. *Biochemical Systematics and Ecology*,14:255-281.

Prado E. T. ,Jallingii W. F. 1997. Effects previous plant infestation on sieve element acceptance by two aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*,82:189-200.

Ramirez M. C. ,Toscano R. ,Arnason J. 2000. Structure,conformation and absolute configuration of new antifeedant dolabellanes from *Trichilia trifolia. Tetrahedron*,56:5 085-5 091.

Rausher M. D. 2001. Co-evolution and plant resistant to natural enemies. *Nature*,411:857-864.

Reed G. L. ,Brindley T. A. ,Showers W. G. 1972. Influence of resistant core leaf tissue on the biology of the European corn borer. *Annals of the Entomological Society America*,65:658-662.

Renwick J. A. A. ,Chew F. S. 1994. Ovipositin behavior in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 39:377-400.

Rice E. L. 1983. *Pest Control with Nature's Chemicals*. Oklahoma: University of Oklahome Press.

Robert P. C. , Blaisinger P. , Bouchery Y. 1987. Influence of bisabolangelone, a sesquiterpenoid antifeedant, on the development of the caterpillars of *Mythimna* (*Pseudaletia*) *unipuncta* Haw. (Lepidoptera, Noctuidae). *Agronomie*, 7: 167-174.

Rogers S. M. , Simpson S. J. 1999. Chemo-discriminatory neurons in the suboesophageul ganglion of *Locusta migratoria. Proceeding 10th International Symposium on Insect Plant Relationships*, 19-28.

Romeis J. , Shanower T. C. , Peter A. J. 1999. Trichomes on pigeonpea(*Cajanus cajan*(L.) Millsp.) and two wild *Cajanus* spp. *Crop Science*, 39: 564-569.

Sessa R. A. , Bennett M. H. , Lewis M. J. , Mansfield J. W. , Beale M. H. 2000. Metabolite profiling of sesquiterpene lactones from *Lactuca* species. *Journal of Biological Chemistry*, 275: 26 877-26 884.

Schoonhoven L. M. 1972. Secondary plant substances and insects. *Recent Advances in Phytochemistry*, 5: 197-224.

Schoonhoven L. M. , Fu S. Y. 1989. Interference with normal chemoreceptor activity by some sesquiterpenoid antifeedants in an herbivorous insect *Pieris brassicae. Journal of Insect Physiology*, 35: 725-728.

Schoonhoven L. M. 1991. 100 years of botanical instinct. *Symposia Biologica Hungarica*, 39: 3-14.

Schoonhoven L. M. , Luo L. E. 1994. Multiple mode of action of the feeding deterrent, toosendanin, on the sense of taste in *Pieris brassicae* larvae. *Journal of Comp Physiology A*, 175: 519-524.

Schoonhoven L. M. , Loon J. J. A. , Dicke M. 2005. *Insect-plant biology*. New York: Oxford University Press Inc.

Smart L. E. , Blight M. M. , Pickett J. A. , Pye B. J. 1994. Development of field strategies incorporating semiochemicals for the control of the pea and bean weevil *Sitona lineatus* L. Crop *Protection*, 13: 127-135.

Stoner K. A. 1990. Glossy leaf wax and plant resistance to insects in *Brassica oleracea* under natural infestation. *Environmental Entomology*, 19: 730-739.

Szentesi A. , Bemays E. A. 1984. A study of behavioural habituation to a feeding deterrent in nymphs of *Schistocerca gregaria. Physiological Entomology*, 9: 329-340.

Tallamy D. W. 1985. Squash beetle feeding behavior: an adaptation against induced cucurbit defenses. *Ecology*, 66: 1 574-1 579.

Tallamy D. W. , Stull J. , Ehresman N. P. , Gorski P. M. , Mason C. E. 1997. Cucurbitacins as feeding and oviposition deterrents to insects. *Environmental Entomology*, 26: 678-783.

Tanton M. T. 1962. The effect of toughness on the feeding of larvae of the mustard beetle, *Phaedon cochleariae* Fab. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 5: 74-78.

Tjallingii W. F. 1995. Regulation of phloem sap feeding by aphids// Chapman R. F. , de Boer G. *Regulatory mechanisms in insect feeding*. New York: Chapman & Hall, 190-209.

Tollefson J. J. 1998. Rootworm areawide management program in Iowa. *Journal of Agricultural Entomology*, 159: 351-357.

Tsai J. H. , Wang K. H. 1996. Development and reproduction of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on five host plants. *Environment Entomology*, 25: 810-816.

Van Helden M. , Tjallingiil W. F. 1993. The resistance of lettuce(*Lactuca sativa* L.) to *Nasonovia ribisnigri*: the use of electrical penetration graphs to locate the resistance factor(s) in the plant. *Ento-*

mologia Experimentalis et Applicata, 66: 199-203.

Waller G. R., Nowacki E. K. 1978. *Alkaloid biology and metabolism in plants*. New York: Plenum Press.

Warthen J. D., Morgan E. D. 1990. Insect feeding deterrents//Morgan E. D., Mandava N. B. *Handbook of Natural Pesticides, Volume VI: Attractants and Repellents*. Boca Raton, FL: CRC Press, 22-134.

Wheeler D. A., Isman M. B., Sanchez-Vindas P. E., Arnason J. T. 2001. Screening of Costa Rican *Trichilia trifolia* species for biological activity against the larvae of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 24: 347-355.

Wilde G. E., Whitworth R. J., Shufran R. A. 1998. Rootworm area wide management project in Kansas. *Journal of Agricultural Entomology*, 15: 335-349.

Waldvogel M., Gould F. 1990. Variation in oviposition preference of *Heliothis virescens* in relation to macroevolutionary patterns of heliothine host range. *Evolution*, 44: 1 326-1 337.

Yasui H., Kato A., Yazawa M. 1998. Antifeedants to armyworms, *Spodoptera litura* and *Pseudaletia separata*, from bitter gourd leaves, *Momordia charantia*. *Journal of Chemical Ecology*, 24: 803-813.

植物诱导抗虫性的化学与分子机理

第8章

王祺[①]　吕静[①]　娄永根[①]

摘　要

在漫长的进化过程中，植物发展了一套完整的防御系统，包括组成抗性和诱导抗性来抵御植食性昆虫的为害。组成抗性是指在受害虫为害前植物所存在的能抵御害虫为害的各种化学和物理特征，而诱导抗性是指受害虫为害所激活的各种植物抗性特征。植物的诱导抗虫性是一个复杂的生理生化过程，起始于植物对来自于植食性昆虫化学诱导物的识别，通过激活植物体内多条，如茉莉酸、水杨酸、乙烯等信号转导途径，最终产生防御反应(防御基因表达水平上升，防御化合物积累，抗虫性上升)。本章就植物诱导抗虫性化学与分子机理的最新研究进展，包括植物诱导抗虫性的化学诱导物、虫害损伤信号在植物体内的传递，以及植物的重要防御化合物及其作用机理等进行了综述，并提出了今后应重点开展的研究方向。

① 浙江大学昆虫科学研究所，杭州 310029，E-mail：yglou@ zju. edu. cn(娄永根)

前言

在植物的生长发育过程中,常常受到各种各样植食性昆虫的为害。由于植物不能像动物那样可以轻易地通过自身位置的改变来趋利避害,因此,在漫长的进化过程中,植物发展了一套完整的防御系统来抵御植食性昆虫的为害。在这一防御系统中,植物先天所具有的组成抗性(constitutive resistance),以及植物在遭受植食性昆虫为害后所产生的诱导抗性(induced resistance)是其中的两个重要方面(Howe and Jander,2008)。由于植物诱导抗虫性常表现出广谱性、系统性与持久性,因此,有关植物诱导抗虫性的特性及其化学与分子机理一直是近几十年中昆虫与植物相互作用关系研究中的一个热点。植物的诱导抗虫性包括直接抗性与间接抗性两个方面,直接抗性是指能直接影响害虫适宜性或植物对害虫敏感性的植物抗虫特性,主要包括一些诱导产生的防御化合物,如各种各样的防御蛋白质和次生化合物;间接抗性则是指通过增强天敌作用而影响到害虫适宜性的植物抗虫特性,其典型特征是植物在受植食性昆虫攻击时,释放特异性挥发物引诱植食性昆虫的天敌,从而达到控制害虫的目的(Howe and Jander,2008)。

植物诱导抗虫性的产生过程,主要包括植物对植食性昆虫为害的识别、虫害信号在植物体内的传递以及植物防御基因的表达与防御化合物的合成(Walling,2000;Kessler and Baldwin,2002;Howe and Jander,2008)。随着现代分子生物学、基因组学、蛋白质组学、遗传学、分析化学等学科的发展及其相关研究技术的渗透,植物诱导抗虫性产生的化学与分子机理得到了越来越深入的揭示,一些重要的调控途径与调控基因也得到了深入的阐释。本章将就植物诱导抗虫性化学与分子机理的最新研究成果作一综述,重点介绍植物诱导抗虫性的化学诱导物、虫害损伤信号在植物体内的传递,以及植物的重要防御化合物及其作用机理。

一、植物诱导抗虫性的化学诱导物

1. 来自植食性昆虫的化学诱导物

越来越多的研究结果表明,如同能识别病原菌的侵染一样(Asai *et al.*,2002),植物亦能辨别植食性昆虫的为害,从而建成特异性的防御策略(Alborn *et al.*,1997;Halitschke *et al.*,2003;Rasmann *et al.*,2005;Wu *et al.*,2007)。植物对植食性昆虫的识别起始于植食性昆虫取食或产卵时口腔分泌物或产卵器分泌物中的化学诱导物(Halitschke *et al.*,2003)。

目前研究得最多的是鳞翅目幼虫取食时口腔分泌物中的脂肪酸-氨基酸共轭物(fatty acid-amino acid conjugates,FACs)。volicitin,*N*-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine,是第一个从甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)口腔分泌物中分离得到的 FAC,能够诱导玉米(*Zea mays*)产生与甜菜夜蛾为害相类似、并吸引寄生性天敌的挥发物,而这些挥发物不能被机械损伤所诱导(Alborn *et al.*,1997)。之后,在很多种昆虫的口腔分泌物中发现了多种 FACs。如 Pohnert 等(1999)报道在尺蛾科昆虫口腔分泌物

中有 FACs 存在。Mori 等(2003)在石榴棉铃虫(*Heliothis armigera*)、斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)、黏虫(*Mythimna separata*)以及甘薯天蛾(*Herse convolvuli*)唾液中也发现了与 volicitin 结构相似的一系列 FACs。Yoshinaga 等(2007)通过对直翅目蟋蟀科 13 种蟋蟀口腔分泌物的分析,发现在台湾阎魔蟋蟀(*Teleogryllus taiwanemma*)和黄脸油葫芦(*Teleogryllus emma*)唾液中存在 FACs。除此之外,在黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)中也发现了 FACs。以上发现的 FACs 大都由 L-谷氨酸或 L-谷氨酸盐通过氨基与亚麻酸、17-羟基-亚麻酸或其他亚麻酸类似物聚合而成。FACs 的不同结构类似物,其生物活性存在差异。有研究表明 FAC 结构中,羟基亚麻酸比亚麻酸或其他类似物有更高的活性,谷氨酸盐也比谷氨酸更具生物活性(Sawada *et al.*, 2006),而 D 型谷氨酸结构 FACs 没有诱导活性(Alborn *et al.*, 2000)。最近,又有研究发现直翅目锥尾亚目南美沙蝗(*Schistocerca americana*)唾液中存在一种新型的 FAC 类物质 caeliferins,能够诱导玉米秧苗释放特殊的萜类物质。这类 FAC 的脂肪酸部分是由 15~19 个碳的脂肪酸组成的,根据其修饰基团的不同可分为 caeliferin A 和 caeliferin B。在 caeliferins 类似物中,caeliferin A 16:1 活性最强,能够诱导最多的挥发性化合物(Alborn *et al.*, 2007)。

来自植食性昆虫的 FACs 不仅能诱导植物释放挥发物,使植物产生间接防御反应,而且能诱导植物产生整体的防御反应。如在烟草(*Nicotiana attenuata*)和烟草天蛾(*Manduca sexta*)互作系统中,来自于烟草天蛾的 FACs 能激发烟草中重要防御相关信号分子茉莉酸(jasmonic acid, JA)含量上升(Roda *et al.*, 2004),并且烟草天蛾所诱导的烟草的防御反应大部分(68%)是由 FACs 所引起的(Halitschke *et al.*, 2003)。最近的研究表明,烟草天蛾唾液中的 FACs 可正向调节烟草中 MAPK 信号级联途径,进而调节 WRKY 类转录因子,从而影响一系列防御相关基因的转录变化(Wu *et al.*, 2007)。

有关 FACs 的来源、生物合成及其在昆虫体内的生理功能也是这一领域中的一个研究热点。已有研究证明,volicitin 的脂肪酸部分来自于植物,氨基酸部分则来自于甜菜夜蛾;甜菜夜蛾在取食植物获得 volicitin 的脂肪酸部分后,在体内转化成为有功能的 volicitin(Alborn *et al.*, 2000; Paré *et al.*, 1998)。volicitin 被认为是在昆虫的中肠中合成的,昆虫中肠中的膜蛋白(Lait *et al.*, 2003)或微生物(Ping *et al.*, 2007)参与了 FACs 的合成。昆虫为什么会在取食植物时分泌 FACs,从而使植物产生对付自己的防御反应?现有的研究表明,FACs 在昆虫的氮代谢中发挥着重要作用(Yoshinaga *et al.*, 2008)。因此,昆虫无法通过不合成 FACs 来逃避植物的防御反应。

口腔分泌物中除了以上这些 FACs 以外,还存在蛋白类诱导物。最早报道的这类诱导物是在大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)口腔分泌物中发现的 β-葡萄糖苷酶,它可以诱导与虫害相似的挥发物(Mattiacci *et al.*, 1995)。最近,又在草地夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)口腔分泌物中发现来自寄主植物叶绿体 ATP 合成酶 γ 亚基中的一段序列,该肽段经内部二硫键连接成为寄主植物识别虫害的信号物质

inceptin，能刺激寄主植物乙烯、水杨酸（salicylic acid，SA）和 JA 含量上升，并导致植物释放挥发物吸引天敌（Schmelz *et al.*，2006）。Schmelz 等（2007）又从草地夜蛾中分离到几种肽诱导物，其中一些与 inceptin 有相似活性。

除了口腔分泌物外，植食性昆虫产卵过程所分泌的化学物质亦能激发植物的防御反应。豌豆象（*Bruchus pisorum*）和四纹豆象（*Callosobruchus maculatus*）在产卵时，其卵块上存在 bruchins，这类物质能够被豌豆（*Pisum sativum*）所感知并在卵块下方形成结荚，从而阻止新孵化幼虫钻入豆荚，减轻了危害（Oliver *et al.*，2000；Doss *et al.*，2000；Doss，2005）。尽管 bruchins 是目前唯一鉴定出的来自植食性昆虫产卵过程中所产生的化学诱导物，但产卵诱导植物产生防御反应的现象正在越来越多地被发现。裸子植物长白松（*Pinus sylvestris*）在松叶蜂（*Diprion pini*）产卵后，其产卵针叶与邻近针叶都会释放挥发物吸引姬小蜂（*Chrysonotomyia ruforum*）寄生，原因是包被在卵表面的输卵管分泌物能被损害的针叶所识别。这种输卵管分泌物在蛋白酶 K 处理下失活，推测这可能是一种蛋白或肽类诱导子；研究者还发现，这种分泌物只有在松针受损伤时才能有效激活防御反应（Hilker *et al.*，2002；2005；Hilker and Meiners，2006）。蚕豆（*Vicia faba*）和四季豆（*Phaseolus vulgaris*）在受到稻绿蝽（*Nezara viridula*）产卵后会释放以 β－石竹烯为主的挥发物吸引其寄生性天敌沟卵蜂（*Trissolcus basalis*）（Colazza *et al.*，2004）。

2. 来自植物释放的挥发性诱导物

植物在受植食性昆虫取食或产卵后，会释放出有别于健康时期的挥发性物质。这些物质一方面可以将虫害的信息通报给害虫的天敌，达到间接防御害虫的目的（van Poecke and Dicke，2002；Rostas and Turlings，2008）；另一方面则可能被邻近的同种或异种植物所"窃听"，做好防御反应的准备（Farag and Paré，2002）。目前，受害植物与其周围邻近健康植物之间存在的这一化学信号"窃听"已经被大量研究所证实，并且一些研究表明，这些被"窃听"的化学物质主要是茉莉酸甲酯（MeJA）、水杨酸甲酯（MeSA）、乙烯和绿叶性气味（GLVs）以及一些萜类化合物（Baldwin *et al.*，2006）。

GLVs 主要指 6 个碳的不饱和醛类、醇类和酯类化合物，包括（*Z*）－3－hexenal、（*Z*）－3－hexanal、（*E*）－2－hexenal、（*E*）－2－hexenol、（*Z*）－3－hexenol、hexenol 和（*Z*）－3－hexenyl acetate 等，由 C_{18} 不饱和脂肪酸经脂氧合酶（lipoxygenase，LOX）和氢过氧化物裂解酶（hydroperoxide lyase，HPL）催化产生，部分挥发物还需要乙醇脱氢酶参与脱氢过程（Paré *et al.*，2005）。GLVs 除了能对植食性昆虫及其天敌行为或适应性产生影响外，亦可能作为邻近植株防御反应的诱导物，从而激发或预警（priming）这些植物的防御反应（Hildebrand *et al.*，1993；Mattiacci *et al.*，2001；Engelberth *et al.*，2004）。如番茄（*Lycopersicon esculentum*）在受到植食性昆虫取食后能释放萜类化合物，而未损伤叶片在外施（*E*）－2－hexenal 后能增加这些萜类化合物的释放（Farag and Paré，2002）。GLVs 预处理的玉米在机械损伤和甜

菜夜蛾口腔分泌物涂抹后，比相应的对照能更快速和持久地合成 JA 以及相关挥发物（Engelberth *et al.*，2004；Paré *et al.*，2005）。玉米在机械损伤后释放的（*Z*）-3-hexenyl acetate 和（*Z*）-3-hexyl acetate 外施于健康植株能够诱导其 DMNT 的释放，而 DMNT 被认为参与间接防御作用（Yan and Wang，2006；Ozawa *et al.*，2000）。经 *cis*-3-hexenyl acetate 预处理的杂交白杨树（*Populus deltoides* × *nigra*）在受到舞毒蛾（*Lymantria dispar*）取食后能产生更高浓度的 JA 和亚麻酸，并且与脂氧化产物（oxylipins）信号途径及防御相关的基因转录水平均有一定上调（Frost *et al.*，2008）。因此，GLVs 中的一些物质是植物诱导抗虫性的预警剂，能帮助植物在潜在虫害出现之前预先做好防御反应的准备，提高植物对虫害的反应灵敏度，以便更迅速有效地作出抗虫防御反应。

萜类化合物是植物次生代谢的产物，是植物-昆虫、植物-植物之间重要的“语言”，承担了植物防御反应的重任。已有众多的研究表明，植物的萜类化合物，包括植食性昆虫为害诱导的在植物的直接和间接防御反应中发挥着重要作用（Rasmann *et al.*，2005），而其中的一些挥发性萜类化合物则可能作为植物防御反应的诱导物，对植物防御反应起预警作用（Cheng *et al.*，2007）。如拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）中转入的番茄蛋白酶抑制剂（proteinase inhibitor Ⅱ，PIⅡ）启动子-GUS 报告基因能被机械损伤、虫害取食以及 MeJA 所激活，而外施月桂烯或罗勒烯等物质也有类似活性（Godard *et al.*，2007）。进一步的研究发现，（*E*）-β-罗勒烯、（*Z*）-β-罗勒烯和两种罗勒烯组成的混合物处理后，拟南芥中与类十八烷途径（octadecanoid pathway）相关的一些基因，如 LOX2、丙二烯氧化合成酶（allene oxide synthase，AOS）、丙二烯氧化物环化酶（allene oxide cyclase，AOC）、12-氧-植物二烯酸还原酶 OPR3、茉莉酸羧基甲基转移酶（JA carboxyl methyltransferase，JMT）等的转录水平都有一定上调，并且一些防御相关的基因也有所上调（Godard *et al.*，2008），说明了这些萜类化合物对植物防御反应的预警作用。

JA 和 SA 信号途径在植物诱导抗虫性中发挥着重要作用。JA 和 SA 的挥发性衍生物分别是 MeJA 和 MeSA，两者作为植物的挥发物组分可以释放到周围的环境中，从而可能被周围的植物所“窃听”，成为激发或预警植物防御反应的诱导物。MeJA 作为植物释放的挥发性诱导物，已被几例研究所证实。如 Karban 等（2000）在自然条件下发现，三齿艾（*Artemisia tridentata*）经过机械切割后释放出的 MeJA，能导致其邻近烟草（*N. attenuate*）的 PPO（polyphenoloxidase）含量升高，并对蝗虫等害虫产生抗性。三齿艾受机械损伤后释放的挥发物能引起烟草生长加快，并加速合成胰蛋白酶抑制剂（trypsin proteinase inhibitor，TPI），从而减轻烟草天蛾的危害（Kessler *et al.*，2006）。对于 MeSA，有研究发现外施 MeSA 也可诱导百脉根（*Lotus japonicus*）释放 MeSA、DMNT 和 TMTT，从而引诱二斑叶螨（*Tetranychus urticae*）的天敌智利小植绥螨（*Phytoseiulus persimilis*）（Ozawa *et al.*，2000）。

乙烯是一种挥发性的植物激素，除了参与调控植物的生长发育外，在调控植物的各类逆境反应，包括植物的抗虫反应中亦发挥着重要作用。植物在遭到植食性

害虫为害时会迅速释放乙烯(Tscharntke *et al.* ,2001),与其他的植物挥发物一样,这些释放到周围的乙烯亦可能被邻近的植物所"窃听",从而激发或预警植物的防御反应。如赤杨(*Alnus glutinosa*)在机械损伤落叶的过程中,会释放乙烯和一些萜类化合物,这些化合物使得桤叶甲虫(*Agelastica alni*)不喜欢取食损伤赤杨附近的其他健康赤杨;化学分析表明,乙烯、罗勒烯、DMNT、TMTT 预处理的健康赤杨,在外施乙烯后 PI 和酚类物质的含量有所提高(Tscharntke *et al.* ,2001)。

二、虫害信号在植物体中的传递

植物在识别虫害信号后,通常会同时活化多条信号转导途径,通过多重的级联反应以及信号途径间的交流,将虫害信号逐级传递,最后通过激活相关的转录因子调控防御基因的转录,合成相关的防御化合物,作出特异性的防御反应(Kessler and Baldwin,2002;Bostock,2005;Howe and Jander,2008)。在这一过程中,植物诱导抗虫反应所参与的信号转导途径是目前研究得最清楚的一个方面,这些信号途径主要包括 JA、SA 和乙烯信号途径,其中尤以 JA 信号途径起到中心作用(Kessler and Baldwin,2002;Howe,2004;Bostock,2005)。对于植物是如何识别虫害信号以及哪些转录因子参与了植物的诱导抗虫反应,目前还了解得很少。Truitt 等(2004)曾分离了植物中 volicitin 的受体,但进一步的研究结果还没有报道。在此,将主要就虫害信号在植物体内传递的最新研究进展,包括信号转导途径以及相关转录因子等作一概述。

1. JA 信号途径

JAs 是广泛存在于高等植物体内的 JA、JA 前体物如 12 - 氧 - 植物二烯酸(12 - oxo - phytodienoic acid,OPDA)及 JA 衍生物如 MeJA 和茉莉酸异亮氨酸(jasmonoyl - isoleucine,JA - Ile)等化合物的统称。JA 信号途径在植物诱导抗虫反应中发挥着极为重要的作用。植物遭到植食性昆虫取食或产卵后,体内 JAs 含量迅速升高,通过活化、调控下游的 JA 信号转导途径,激活相关防御基因的表达,从而抵御昆虫为害(Kessler and Baldwin,2002)。

植物体内 JA 的合成途径也称类十八烷信号途径,由 α - 亚麻酸经过 LOX、AOS 和 AOC 等一系列酶促反应实现。自从 Farmer 和 Ryan(1990)报道外源施加 MeJA 能够诱导植物的抗虫性以来,JA 信号途径便引起了研究者的广泛关注。

近年来,通过利用与 JA 生物合成、信号转导等相关的各类突变体为研究材料,揭示了 JA 信号途径在植物诱导抗虫反应中的重要作用。表 8.1 列举了这方面突变体的研究概况。通常,这些导致 JA 信号途径阻断的突变体往往表现出抗虫性下降,并且与野生型植株相比,在害虫为害时直接和间接的防御化合物含量降低;对于与 JA 生物合成相关的突变体,则外用 JA 或其他的 JAs 处理往往能够在一定程度上补救这种功能的缺失,而对于与 JA 信号转导相关的突变体,则外用 JA 等处理无效。

表 8.1　JA 信号途径研究中所利用的突变体

突变体名称	植物种类	突变体表型(与野生型相比)			主要参考文献
		与 JA 相关	防御相关化合物	抗虫性	
LOX-H3	马铃薯 *S. tuberosum*	伤诱导的 JA 变化不显著	伤诱导的 PIN2,CDI 减少	对马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 及甜菜夜蛾 *S. exigua* 的抗性下降	Ortego *et al.*,2001;Royo *et al.*,1999
NaLOX3	烟草 *N. attenuata*	伤诱导的 JA 减少,GLVs 变化不显著	伤诱导的 TPI,烟碱减少	对烟草天蛾 *M. sexta* 的抗性下降	Halitschke and Baldwin,2003;Halitschke *et al.*,2004
NaAOS	烟草 *N. attenuata*	伤诱导的 JA 减少,GLVs 增多	虫害诱导的 TPI 减少,烟碱无显著差异	—	Halitschke *et al.*,2004
NaHPL	烟草 *N. attenuata*	伤诱导的 JA 增多,GLVs 减少	虫害诱导的 TPI,烟碱无显著差异	对烟草天蛾 *M. sexta*、甜菜夜蛾 *S. exigua* 及番茄天蛾 *Manduca quinquemaculata* 的抗性增强	Leon *et al.*,2002
LOX-H1	马铃薯 *S. tuberosum*	伤诱导的 GLVs 减少	伤诱导的 PIN2 减少	—	McConn *et al.*,1997
fad3-2,*fad7-2*,*fad8*	拟南芥 *A. thaliana*	伤诱导的 JA 减少	伤诱导的 VSP,DHS1,PAL1 减少	对迟眼蕈蚊 *B. impatiens* 的抗性下降	Stintzi *et al.*,2001

续表

突变体名称	植物种类	突变体表型(与野生型相比)			主要参考文献
		与JA相关	防御相关化合物	抗虫性	
opr3	拟南芥 *A. thaliana*	伤诱导的JA减少	—	对迟眼蕈蚊 *B. impatiens* 的抗性无显著变化	Cipollini *et al.*,2004
jar1	拟南芥 *A. tholiana*	对JA的敏感性下降	POD,PPO,CHI,TI变化不显著	对甜菜夜蛾 *S. exigua* 的抗性无显著变化	Reymond *et al.*,2004
coi1	拟南芥 *A. thaliana*	对JA的敏感性下降	—	对棉贪夜蛾 *S. littoralis* 及迟眼蕈蚊 *B. impatiens* 的抗性下降	Cipollini *et al.*,2004
spr2/LeFad7	番茄 *L. esculentum*	对JA的敏感性下降	伤诱导的PI-Ⅱ减少	对烟草天蛾 *M. sexta* 的抗性下降	Li *et al.*,2003
def1	番茄 *L. esculentum*	对JA的敏感性下降	伤及虫害诱导的inh1,inh2减少;伤诱导的CDI减少	对烟草天蛾 *M. sexta* 的抗性下降	Howe *et al.*,1996
jai1	番茄 *L. esculentum*	对JA的敏感性下降	MeJA诱导的PI-Ⅰ,PI-Ⅱ,CDI减少	对二斑叶螨 *T. urticae* 的抗性下降	Li *et al.*,2004
JAR4	烟草 *N. attenuata*	对JA的敏感性下降	虫害诱导的TPI减少	对烟草天蛾 *M. sexta* 的抗性下降	Kang *et al.*,2006

通过这些研究,发现了 JA 信号途径的一些重要特征。如拟南芥的 *opr3* 突变体植株虽然影响了 JA 合成,但对于迟眼蕈蚊(*Bradysia impatiens*)的抗性却没有降低,表明最终合成 JA 并不是防御迟眼蕈蚊所必需的,据此推测 OPDA 或 JA 的其他前体物很可能作为信号分子,激活了下游防御基因表达(Stintzi *et al.*,2001)。Schulze 等(2007)在研究棉贪夜蛾(*Spodoptera littoralis*)诱导的利马豆(*Phaseolus lunatus*)防御反应时发现,棉贪夜蛾为害 24 h 后,取食部位及其附近 10 ~ 20 mm 范围内的 JA 含量迅速升高为原来的 20 倍,OPDA 的含量也升高为原来的 5 倍;但较远的未取食部位仅发现 OPDA 含量的升高而未发现 JA 含量升高,证明了 OPDA 也是一种信号分子。

在拟南芥中,JAR1 催化 JA - Ile 的生成。与野生型植株相比,*jar1* 突变体不影响对甜菜夜蛾的抗性,表明 JA - Ile 不是防御甜菜夜蛾所必需的(Cipollini *et al.*,2004)。与之相反,烟草的 *JAR4* 是 *JAR1* 的同源基因,抑制 *JAR4* 表达后降低了对烟草天蛾的抗性,且喷施 JA 后仍不能恢复到野生型植株水平,证明 JA - Ile 是烟草防御烟草天蛾所必需的(Kang *et al.*,2006)。

JAs 和 GLVs 两条代谢途径间的互作也是近年来研究的热点。JAs 合成中,前体物 α - 亚麻酸经 LOX 催化形成 13(*S*) - 氢过氧亚麻酸(13 - HPOT)后,可经 AOS 和 HPL 两条途径分别合成 JAs 和 GLVs。先期研究表明 AOS 和 HPL 途径是各自独立的,其所需的底物分别由不同的 LOX 催化而成。如马铃薯(*Solanum tuberosum*)中,LOX - H1 催化生成的 HPOT 特异性地作为 HPL 的底物(Leon *et al.*,2002),而烟草中 AOS 途径的底物由 NaLOX3 特异性生成(Halitschke and Baldwin,2003)。LOX 家族在叶绿体中的定位差异似乎也为上述结果提供了有力支持。但有趣的是,近期的研究表明这种底物特异性似乎并不严格。烟草中,抑制 HPL 表达后,减少了机械损伤诱导的 GLV 释放,但却增加了机械损伤和虫害取食所诱导的 JA 含量。反之,抑制 AOS 表达后,JA 含量下降而 GLV 的释放量却增加,说明 AOS 和 HPL 两条途径在一定程度上可以共享 LOX 催化而成的底物(Halitschke *et al.*,2004)。其间的调控机制还有待于进一步阐明。

另外一个研究热点是 SCF^{COI1} 靶蛋白的分离鉴定。*COI1*(coronatine insensitive 1)基因是 JA 信号转导途径中分离到的第一个基因。拟南芥的 *COI1* 基因编码一种富含 LRR 重复序列和 F 框的蛋白,其所形成的复合体 SCF^{COI1} 可以特异性地与靶蛋白结合,从而导致靶蛋白被泛素的酶解系统识别并降解(Devoto *et al.*,2002)。最新的研究表明,JAZ(jasmonate ZIM domain)是 SCF^{COI1} 的靶蛋白之一。JAZ 是 JA 信号传导途径的负调控因子。当植物体内的 JA - Ile 含量较低时,JAZ 与一些转录因子(如 MYC2)结合,抑制了下游防御基因的表达。昆虫取食后诱导植物体内的 JA - Ile含量迅速升高,从而引发 SCF^{COI1} 与 JAZ 结合,促使 JAZ 与转录因子解离并被降解,下游基因开始转录。除 JA - Ile 外,高浓度的其他 JAs 均不能引发 SCF^{COI1} 与 JAZ 的结合(Chico *et al.*,2008)。另外,由于 SCF^{COI1} 和调节生长素信号传导的

SCF[TIR1]复合体拥有相同的蛋白组成，而 TIR1 已被证实是生长素的受体蛋白，据此推测 COI1 很可能是 JA 的受体，但尚未通过实验证明。值得注意的是，外源 JA 或损伤处理也会引起 JAZ 的含量迅速升高，推测其原因可能是为了避免昆虫停止取食后防御基因的过量表达（Thines *et al.*，2007）。

JA 信号转导途径在植物的诱导抗虫反应中发挥着中心作用，能够广泛诱导植物产生直接和间接的防御作用，但迄今为止，有关 JA 信号途径的很多作用机理，尤其是信号转导这一过程还有很多不明确的地方，因此有必要依赖更多的突变体对 JA 的信号转导途径作进一步的深入研究。

2. 乙烯、SA 信号途径

（1）乙烯信号途径

乙烯作为植物最为重要的内源激素之一，广泛地参与调节植物的生长发育及各种防御反应。植物遭受植食性昆虫取食后，通常能够诱导体内乙烯的合成及释放，通过乙烯信号转导途径激活下游防御基因的表达。植物防御反应的一些诱导因子，如系统素、JA 和寡聚糖等也能够诱导乙烯的合成（O'Donnell *et al.*，1996；Arimura *et al.*，2002）。同 JA 信号途径一样，乙烯信号途径所诱导的植物抗虫性也可以分为直接防御和间接防御两种。

乙烯能够诱导植物产生直接防御性化合物。玉米的抗虫品种 Mp708 能够产生 Mir1－CP，从而抵御草地夜蛾为害。用乙烯合成抑制剂 $CoCl_2$、氨基乙氧基乙烯基甘氨酸（AVG）及乙烯受体抑制剂 1－甲基环丙烯（1－MCP）分别处理 Mp708 后，植物体内 Mir1－CP 的合成减少，对草地夜蛾的抗性下降；草地夜蛾幼虫取食后生长速率增加。由此证明了乙烯的合成及信号转导是产生 Mir1－CP 所必需的（Harfouche *et al.*，2006）。

此外，在植物抗虫反应中，乙烯被广泛地证实能够诱导植物挥发物的释放。Arimura 等（2000）应用 cDNA 基因芯片技术研究利马豆叶片基因表达情况时发现，二斑叶螨为害后显著提高了乙烯合成相关基因 *S*－腺苷甲硫氨酸合成酶（SAMS）、ACC 合成酶（ACC synthase，ACS）和 ACC 氧化酶（ACC oxidase，ACO）的转录水平。Arimura 等（2001）报道了用乙烯合成的前体物 ACC 和 JA 共同处理利马豆离体叶片后，挥发物的释放量比用 JA 单独处理显著增加，并且对害虫天敌的引诱作用增强；而用乙烯抑制剂硫代硫酸银、氨基环丙烷羧酸（1－aminocyclo－propane－1－carboxylic acid，ACC）和 JA 共同处理后，则抑制了挥发物的释放，表明乙烯信号途径在诱导植物挥发物释放中发挥着重要作用。

有趣的是，乙烯对于某些防御性化合物的产生也表现出抑制作用。例如，在烟草中，烟草天蛾幼虫为害所诱导的烟碱含量明显低于机械损伤所诱导的，尽管前者所诱导的 JA 含量显著高于后者；原因在于前者在为害烟草时，也同时导致了烟草乙烯释放量的增加，而乙烯抑制了烟碱的合成；研究也发现乙烯不影响烟草挥发物的释放。由于烟草天蛾可以通过选贮烟碱来抵御寄生蜂，因此烟草通过释放乙烯是一种优化的防御策略：一方面释放挥发物引诱天敌控制害虫为害，

另一方面通过乙烯抑制烟碱的合成以降低烟碱对天敌的负面影响(Kahl *et al.*, 2000)。

(2) SA 信号途径

SA 及其衍生物 MeSA 广泛存在于植物体内。SA 信号途径是植物产生诱导抗病性的重要基础,其作用的生化和分子机理已有大量报道。对于 SA 信号途径在诱导抗虫反应中的研究则较少,且多集中于对刺吸式口器昆虫的研究中。一些研究表明,昆虫为害后,植物内源的 SA 含量升高,通过激活 SA 信号途径进而诱导 PIs、烟碱和凝集素(lectin)等防御基因的表达。施用外源 SA、MeSA 能够激活相应的防御反应,并且 SA 信号途径被证实能够促进植物挥发物的释放(Ozawa *et al.*, 2000)。而 MeSA 作为一种挥发性的信号物质,不仅可能对一些天敌产生引诱作用(Ozawa *et al.*, 2000),而且还可能被邻近植物"窃听"而起到预警防御反应的作用。但 SA 信号途径在诱导抗虫反应中的分子机理还不甚明了。

3. 信号途径间的互作

(1) JA/SA 信号途径的互作

研究表明,在植物防御反应中,JA/SA 信号途径间往往存在着拮抗作用,表现为过表达 SA 途径在增强植物抗病性的同时却降低了抗虫性,而后者主要受 JA 信号途径调控;与之相类似,JA 信号途径的激活也会导致植物对于某些病原菌的抗性下降。SA 对 JA 信号途径的抑制作用已经得到广泛的证实。烟草(*N. tabacum*)中,抑制苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)后,由于 SA 含量降低故只能产生较弱的 SAR 反应,但却增强了对棉铃虫的抗性;相反,过量表达 PAL 的烟草抗虫性下降,但 TMV 诱导的 SAR 反应却明显比野生型强(Felton *et al.*, 1999)。已有的研究中,有关 JA 抑制 SA 信号途径的报道较少。烟草中,JA 通过 G 蛋白(GTP binding proteins)可以影响到 SA 的生物合成(Seo *et al.*, 1995)。

NPR1(nonexpressor of PR genes 1)是第一个被证实的 JA/SA 信号途径互作的调控因子。在 SA 信号途径中,病原菌感染后引起内源 SA 含量升高,引起 NPR1 活化并从细胞质进入到细胞核内,与转录因子 TGA 结合后激活下游 PR 基因表达,使植物表现出抗病性的同时抑制了 JA 诱导的基因表达。而拟南芥的 *npr1* 突变体植株中,由于 SA 信号转导途径被打断,JA 信号途径下游基因能正常表达,从而证明了 NPR1 是 SA 抑制 JA 信号途径所必需的。而且,研究表明只有存在于细胞质且被 SA 活化后的 NPR1 才具有调控作用(Spoel *et al.*, 2003)。

WRKY 转录因子家族的一些成员也参与了调控 JA/SA 信号途径互作。拟南芥中,WRKY70 过量表达增强了 SA 诱导的 PR 基因表达,同时抑制了 JA 诱导的 PDF1.2 表达(Ren *et al.*, 2008)。拟南芥的另一个转录因子 *WRKY62* 也具有相似的功能,*wrky62* 突变体增强了 JA 诱导的 LOX2 和 VSP2 的基因表达(Mao *et al.*,

2007)。而 WRKY11 和 WRKY17 则是 SA 信号途径的负调控因子，拟南芥的 *wrky11 wrky17* 双突变体植株中增强了 SA 应答基因的表达，并显著抑制了 JA 应答基因的表达(Journot - Catalino *et al.*,2006)。

拟南芥的 MPK4 也是 SA 信号途径的负调控因子，同时正向调控 JA 途径。*mpk4* 突变体提高了内源 SA 含量并组成型表达 PR 基因，但却抑制了 JA 途径。MPK4 是 JA 诱导的一些防御基因表达所必需的，如 PDF1.2、THI2.1 等(Petersen *et al.*,2000)。

(2) JA/乙烯信号途径的互作

在植物的诱导抗虫反应中，JA/乙烯信号途径常常表现为协同作用，并且这种协同作用是植物产生某些直接防御或间接防御所必需的。如植物受到机械损伤后，诱导产生的 JA/乙烯信号途径可激活下游 PI 的基因表达；但用乙烯合成的抑制剂氨基氧乙酸(aminooxyacetic acid,AOA)预处理后，PI 的基因表达受到抑制，且单独施用乙烯或 JA 都不能逆转这种抑制作用，只有二者同时施用才能重新诱导 PI 的基因表达；由此可知，JA/乙烯信号途径共同调控 PI 的基因表达，且乙烯信号途径很可能位于 JA 信号途径的下游(Koiwa *et al.*,1997)。

值得注意的是，相对于 JA 信号途径，乙烯信号途径的作用通常是间接的、非独立的，必须依赖于 JA 信号途径或其他信号途径的激活发挥作用。一个典型的例子是在烟草(*N. attenuate*)中，用 JA/乙烯同时处理后，PI 的基因表达比 JA 单独处理显著增加，但乙烯本身并不能诱导 PI 的基因表达。另外，在对玉米的研究中也发现，乙烯能够增加由 volicitin、JA 和(*Z*) - 3 - 己烯 - 1 - 醇所诱导的植物挥发物的释放，但却不能增加机械损伤所诱导的挥发物释放，并且乙烯本身也不会诱导挥发物的产生(Schemlz *et al.*,2003;Ruther,2005)。

JA/乙烯信号途径在诱导抗虫反应中也存在拮抗作用。如烟草中，MeJA 能够诱导烟碱的合成及萜类化合物的释放，但乙烯/乙烯利和 MeJA 同时处理后则减少了烟碱的含量(Kahl *et al.*,2000)。有关 JA/乙烯间存在拮抗作用的另外一个例子来自拟南芥。机械损伤诱导拟南芥中 JA 和乙烯的合成，JA 激活了防御基因的系统性表达，而乙烯则抑制了这些基因在特定部位的表达(Rojo *et al.*,2003)。

与 JA/SA 信号途径相比，JA/乙烯信号途径互作的分子机理目前还了解甚少。现已证实转录因子 ERF1 的激活是两种途径协同作用的分子基础，但关于其具体的分子机理却知之甚少。ERF1 是 ERF 类转录因子家族的成员之一，位于乙烯信号转导途径的下游，能够激活靶基因的转录，例如 PDF1.2 和 b - CHI 等(Solano and Ecker,1998;Lorenzo *et al.*,2003)。研究表明，JA、乙烯及病原菌感染、昆虫取食均可以诱导 ERF1 的基因表达，而 JA 信号途径缺失突变体 *coi1* 抑制了 ERF1 的表达，表明 ERF1 同时也位于 JA 信号途径的下游。在拟南芥的 *coi1* 和 *ein2* 突变体中，ERF1 的基因组成型表达能够恢复 JA/乙烯诱导的防御基因的表达(Lorenzo *et al.*,2003)。

JA/乙烯信号途径互作的另外一个调节子是 CEV1。拟南芥的 CEV1 是 JA 信号途径的负调控因子,*cev1* 突变体植株组成型应答 JA 信号,导致一些 JA 诱导基因如 Thi2.1、PDF1.2 等的组成型表达,从而提高植物抗虫性。与野生型植株相比,*cev1* 突变体呈现出矮化表型,且根生长受到抑制但根毛变长,内源 JA 和乙烯含量增加。研究证明,*cev1* 显型依赖于 COI1 和 ETR1 的同时表达,据此推测 JA/乙烯信号途径受到 CEV1 的调控(Ellis and Turner,2001)。

4. MAPK 级联途径

促分裂素激活蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase,MAPK)途径是生物体(包括从单细胞生物到复杂的真核生物)内非常保守的一类信号转导途径(Asai *et al.*,2002;Mishra *et al.*,2006;Nakagami *et al.*,2005)。它的基本模式主要是由 3 个依次激活的蛋白激酶,即 MAPKKK(mitogen-activated protein kinase kinase kinase)、MAPKK(mitogen-activated protein kinase kinase)和 MAPK 组成(Mishra *et al.*,2006;Nakagami *et al.*,2005)。MAPK 信号途径的上游与各类受体相连,其下游主要是激活(通过磷酸化)各类转录因子、蛋白激酶以及与细胞骨架相关的蛋白等,从而将从受体所接受的各类信息转换成细胞的各种内在反应。通过分析模式植物的基因组学,发现在植物中存在大量编码 MAPK 信号途径中各组分(MAPKKK,MAPKK,MAPK)的基因,这种编码基因的多样性使植物能够通过特定的 MAPKKK - MAPKK - MAPK 组合,对不同的信息作出特异性的反应(Agrawal *et al.*,2003;Musser *et al.*,2002)。现有的大量研究结果表明,MAPK 信号途径参与调控了植物生长发育繁殖、激素生理作用以及各种逆境(如病原菌、干旱、冷冻等)反应(Andreasson *et al.*,2005;Asai *et al.*.,2002;Mishra *et al.*,2006;Nakagami *et al.*,2005)。在植物与病原菌的互作关系中,来自病原菌的化学诱导物可以与植物体内的受体结合,并通过直接激活特定的 MAPK 途径(MAPKKK - MAPKK - MAPK)使植物识别病原菌,并调控与激活其下游的相应基因(Mészáros *et al.*,2006;Mishra *et al.*,2006;Nakagami *et al.*,2005),包括调控一些植物激素,如 JA(Seo *et al.*,1999)与乙烯(Liu and Zhang,2004)的生物合成。这些结果表明,在植物中存在一些特定的 MAPK 信号途径,它们参与植物对逆境因子的识别,并激活下游的抗逆境反应(激活信号分子、防御化合物等)。

MAPK 信号途径在植物诱导抗虫反应中的作用目前还了解得很少。但已有几例研究表明,MAPK 级联途径在调控虫害诱导的植物防御反应中亦发挥着重要作用。Wu 等(2007)研究发现,用烟草天蛾的幼虫口腔分泌物施于机械损伤的烟草(*N. attenuata*)植株可以显著提高两种 MAPK,SIPK(SA-induced MAPK)和 WIPK(wound-induced MAPK)的活性或转录水平,并由此调控烟草中 SA、JA 和乙烯等防御信号分子的合成及一系列抗虫基因的转录水平。在番茄中,当一种 MAPKK(LeMKK2)和 3 种 MAPK(LeMPK1,LeMPK2,LeMPK3)被分别沉默时,植株均表现出对蚜虫的抗性降低(Li *et al.*,2006);LeMPK1,LeMPK2,LeMPK3 还与系统素诱

导的番茄对烟草天蛾的抗性有关(Kandoth *et al.*,2007)。在水稻(*Oryza sativa*)中也发现有一种 MAPKK,OsMKK1 可以被褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)诱导表达,同时也可以被 SA 和 JA 诱导表达(You *et al.*,2007)。

5. 转录因子

转录因子(transcription factors)又称反式作用因子,指能够与真核基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性相互作用的 DNA 结合蛋白,通过它们之间以及与其他相关蛋白之间的相互作用,激活或抑制相关基因的转录(Singh *et al.*,2002)。典型转录因子的功能域由 DNA 结合域(DNA - binding domain)、转录调控域(transcription regulation domain)、寡聚化位点(oligomerization site)和核定位信号(nuclear localization signal,NLS)4 个功能域组成,部分成员还具有寡聚化位点和磷酸化修饰位点,在植物体内具有激活或抑制基因表达的功能。转录因子通过这些功能区域与启动子顺式作用元件或与其他转录因子的功能区域相互作用来调控基因的转录表达。当植物感受外界干旱、高盐、激素、病虫害时,通过一系列信号传递激发转录因子,转录因子与相应的顺式作用元件结合后,激活 RNA 聚合酶Ⅱ转录复合物,从而启动特定基因的转录表达,对内、外界信号作出反应(Singh *et al.*,2002)。因此,转录因子在传递外界信号并在植物作出应答中起着重要作用。植物体内存在大量的转录因子,如拟南芥中有 5.9% 的基因是编码转录因子的。根据其 DNA 结合域的特点可以把转录因子分成若干个家族,如 WRKY、AP2 /EREBP、MYB、BZIP 等。其中 AP2/EREBP 转录因子家族是植物所特有的一类转录因子,在拟南芥中该家族至少有 100 多个成员(Nakano *et al.*,2006)。

至今,已有大量调控植物生长发育繁殖以及植物抗逆境(病原菌、损伤、非生物逆境)反应的转录因子得到了鉴定(Chen and Rajewsky,2007;de Folter *et al.*,2004;Journot - Catalino *et al.*,2006;Mehrtens *et al.*,2005;Mitsuda *et al.*,2007;Ulker and Somssich,2004)。其中,已报道的调控植物抗逆境(病原菌、损伤、非生物逆境)反应的转录因子主要有 WRKY、ERF、MYB、MYC、bZIP 和 DOF 等(Eulgem and Somssich,2007;Mehrtens *et al.*,2005)。如很多研究发现,一些 WRKY 转录因子参与水杨酸信号转导途径(Eulgem and Somssich,2007),MYC2 转录因子参与 JA 信号途径(Dombrecht *et al.*,2007),从而对植物的防御反应产生影响。

对于调控植物诱导抗虫反应的转录因子目前还研究得很少,至今只在两类转录因子中发现一些成员参与了植物的诱导抗虫反应,尽管已有很多研究报道了植物受害虫攻击后很多转录因子的表达水平能产生明显并且特异性的变化(Hermsmeier *et al.*,2001;Hui *et al.*,2003)。一类转录因子是 WRKY。如当在水稻中过量表达 WRKY89 时可以明显地增强水稻对白背飞虱(*Sogatella furcifera*)的抗性(Wang *et al.*,2007)。Skibbe 等(2008)发现 WRKY3 和 WRKY6 两个转录因子在烟草(*N. attenuata*)中参与 JA 信号分子的合成,并由此影响植物对害虫的抗性。

另一类是 MYC 转录因子。Dombrecht 等(2007)报道 MYC2 转录因子参与拟南芥中 JA 的信号转导途径,并调控植物的抗虫性。MYC2 突变体植株显著影响 JA 诱导的抗虫基因表达,一些被虫害诱导的基因不再上调,对害虫的抗性减弱(Dombrecht *et al.*,2007)。

三、植物的防御化合物

植物化学抗虫反应的最后一环就是防御化合物的合成。植物防御化合物主要包括次生化合物和防御蛋白质。植物次生化合物主要是萜类化合物、酚类化合物以及含氮和含硫化合物,这些化合物除了在植物的直接防御中发挥作用外,也可能通过作为天敌的引诱剂而在植物的间接防御中发挥作用(Kessler and Baldwin,2002;Chen,2008)。防御蛋白质主要在植物的直接防御中发挥作用。发挥直接防御作用的次生化合物和防御蛋白质,对植食性昆虫主要有两种作用,一种是抗营养作用,另一种则是毒性作用(Chen,2008)。

1. 防御蛋白质

植物在受植食性昆虫为害时,能产生各种各样的防御蛋白质抵御植食性昆虫的为害。这些蛋白质主要包括 PIs、亮氨酸氨基肽酶(leucine aminopeptidase,LAP)、精氨酸酶(arginase)、苏氨酸脱氨酶(threonine deaminase,TD)、PPO、LOX、类萌芽素蛋白(germin-like protein,GLP)、半胱氨酸蛋白酶(cysteine proteinase)、外源凝集素以及几丁质酶(chitinases)等(表 8.2)。

表 8.2　虫害诱导的植物防御蛋白质

防御蛋白质名称	诱导因子	研究方法	主要参考文献
PIs	昆虫取食、外源 MeJA、病原菌入侵、机械损伤	过量表达、体外饲喂昆虫	Duan *et al.*, 1996; Vila *et al.*, 2005; Maheswaran *et al.*, 2007; Wu *et al.*, 2008; Botelho *et al.*, 2008
亮氨酸氨基肽酶	机械损伤、病原菌入侵、昆虫取食	基因沉默	Pautot *et al.*, 1993; Schmidt *et al.*, 2005; Hartl *et al.*, 2008
精氨酸酶和苏氨酸脱氨酶	机械损伤、昆虫取食	过量表达、基因沉默	Hildmann *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 2004; 2005
PPO	昆虫取食	体外饲喂昆虫、过量表达、反义抑制	Felton *et al.*, 1992; Constabel *et al.*, 1995; Thipyapong and Steffens, 1997; Haruta *et al.*, 2001; Pinto *et al.*, 2008; Mahanil *et al.*, 2008

续表

防御蛋白质名称	诱导因子	研究方法	主要参考文献
LOX	机械损伤、病原菌入侵	过量表达、体外饲喂昆虫	Shukle and Murdock, 1983; Bell and Mullet, 1993; Felton *et al.*, 1994; Sarawitz and Siedow, 1996; Royo *et al.*, 1996; Heitz *et al.*, 1997; Zhang *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2008
类萌芽素蛋白	昆虫取食	过量表达、反义抑制	Lou and Baldwin, 2006; Gucciardo *et al.*, 2007
半胱氨酸蛋白酶	昆虫取食	过量表达	Pechan *et al.*, 2000; Lopez *et al.*, 2007; Mohan *et al.*, 2008
外源凝集素	昆虫取食、外源 JA	过量表达	Janzen *et al.*, 1976; Shukle and Murdock, 1983; Murdock *et al.*, 1990; Powell *et al.*, 1993; Peumans and Vandamme, 1995; Rahbé *et al.*, 1995; Melander *et al.*, 2003; Sauvion *et al.*, 2004; Nagadhara *et al.*, 2004; Yarasi *et al.*, 2008
几丁质酶	昆虫取食	过量表达	Schlumbaum *et al.*, 1986; Wang *et al.*, 2005; Saravanakumar *et al.*, 2007; Fan *et al.*, 2007; Corrado *et al.*, 2008; Ding *et al.*, 2008

PIs 普遍存在于动物、植物和微生物中(Laskowski and Kato, 1980; Damle *et al.*, 2005),是一类对蛋白酶活性有抑制作用的蛋白质。自然界中存在的植物蛋白酶抑制剂,根据它们的活性部位、作用机制及其氨基酸序列的同源性可分为 4 类,分别是丝氨酸类、半胱氨酸类(巯基类)、金属类和天冬氨酸类(Hilder *et al.*, 1989; 王琛柱和钦俊德,1997)。大量的研究表明,PIs 在植物防御昆虫取食、病原菌侵染以及在应对非生物胁迫的反应中起着重要的作用。在西番莲(*Passiflora edulis*)中,TPI 受 MeJA、机械损伤和虫害诱导表达,并且这种诱导是系统性的。经过纯化的 TPI 在离体实验中可以强烈抑制小蔗杆草螟(*Diatraea saccharalis*)胰蛋白酶的活性(Botelho *et al.*, 2008)。对烟草(*N. attenuata*)外施 MeJA,可以提高烟草体内尼古丁和胰蛋白酶抑制剂的含量,进而增加对烟草天蛾幼虫的抗性(Wu *et al.*, 2008)。将烟草 PI 的基因过量表达到苹果中,可以抑制淡褐苹果蛾(*Epiphyas postvittiana*)的正常发育(Maheswaran *et al.*, 2007)。Duan 等(1996)证实转马铃薯 PI 基因的水稻对大螟(*Sesamia inferens*)的抗性增强;Vila 等(2005)也同样证实转玉米 PI 基因

的水稻对二化螟(*Chilo suppressalis*)的抗性提高。

到目前为止,植物 PIs 的抗虫机理仍没有明确的定论。一般认为可能存在以下几种作用机理:① PIs 与昆虫肠道蛋白酶结合并抑制其活力,影响昆虫的消化功能,从而导致昆虫不正常发育或死亡(Shulke and Murdock,1983; Gomes *et al.*,2005;Sagili *et al.*,2005;Bhattacharyya *et al.*,2007)。② 昆虫在摄食含有 PIs 的食物后,会分泌过量的消化酶来抵抗 PIs 的抑制作用,从而消耗大量的氨基酸,使昆虫由于缺乏代谢所需的氨基酸,尤其是必需氨基酸,而导致生长发育不正常(Broadway and Duffey,1986)。③ 昆虫肠道内有多种蛋白酶,由于 PIs 的存在而导致各种酶之间分泌或功能上失调,这也可能是 PIs 抗虫效应的一个原因(王琛柱和钦俊德,1997;Briosch *et al.*,2007)。

亮氨酸氨基肽酶是一类抗营养型的蛋白酶类,受 MeJA、机械损伤、病原菌入侵和昆虫取食等诱导(Pautot *et al.*,1993;Schmidt *et al.*,2005)。当昆虫取食后,这种蛋白可以抵抗昆虫蛋白酶的水解(Chen *et al.*,2007)。亮氨酸氨基肽酶可以将各类多肽中的精氨酸分解出来,精氨酸随后被昆虫取食诱导的另一种蛋白酶 - 精氨酸酶所降解。由于精氨酸是昆虫的必需氨基酸,因此,亮氨酸氨基肽酶通过与精氨酸酶一起降解精氨酸,就可达到抑制昆虫生长发育的目的。Hard 等(2008)通过病毒介导的基因沉默,从龙葵(*Solanum nigrum*)中沉默了亮氨酸氨基肽酶基因,在沉默植株上,烟草天蛾的量较正常植株明显增加,说明亮氨酸氨基肽酶基因在植物抵御植食性昆虫取食中扮演了重要的角色。

精氨酸酶和苏氨酸脱氨酶都是植物体内抗营养型的防御蛋白,两者进入昆虫中肠后可以抵抗昆虫中肠内蛋白酶的水解(Chen and Rajewsky,2007),并分别降解昆虫的必需氨基酸,精氨酸和苏氨酸,从而影响昆虫的生长发育与繁殖。Chen 等(2005)研究发现,在番茄中过量表达精氨酸酶基因可明显增加对烟草天蛾幼虫的抗性。而在烟草中沉默苏氨酸脱氨酶基因,则对烟草天蛾幼虫的抗性明显削弱(Kang *et al.*,2006)。

PPO 属于植物抗营养型的防御物质。植物在受植食性昆虫取食后,体内多酚氧化酶的转录水平与含量会升高(Constabel *et al.*,1995;Thipyapong and Steffens,1997;Haruta *et al.*,2001;Pinto *et al.*,2008)。PPO 在昆虫消化管内比较稳定,不容易被昆虫的水解酶降解(Chen *et al.*,2005),并且能够把醛酚氧化成醌类,而醌类物质可以偶联蛋白和一些游离的氨基酸,从而减少昆虫需要的营养成分。用含有 PPO 的人工饲料去喂养昆虫时,昆虫的生长会得到抑制(Felton *et al.*,1992)。马铃薯 PPO 的基因在番茄中过量表达时,可以增强番茄对鳞翅目昆虫斜纹夜蛾的抗性(Mahanil *et al.*,2008)。

LOX 广泛存在于高等植物中,是一种含非血红素铁的蛋白。它可以催化含有 *cis*,*cis* - 1,4 - 戊二烯结构的不饱和脂肪酸,通过加入分子氧生成过氧羟基脂肪酸。LOX 除了是 JA 生物合成过程中的一个重要酶类,在植物抗虫反应中发挥重要作用外,其本身也可能直接对昆虫的生长发育繁殖产生影响。如 LOX 与人工饲料混

合,对昆虫可以产生直接毒性(Shuk and Murdock,1983;Felton *et al.*,1994)。到目前为止,对于 LOX 是如何对昆虫产生毒性作用的还不是很清楚。一个可能的原因是 LOX 可催化产生如过氧化氢等的膜质过氧化产物,这些产物可以与氨基酸带相反电荷的侧端反应,从而减少了可以作为昆虫营养的氨基酸含量,进而对昆虫的生长发育产生不利影响(Felton *et al.*,1994)。

类萌芽素蛋白最先是在研究小麦萌发特定蛋白时发现的,它们当中的一些成员具有超氧化物歧化酶(Gucciardo *et al.*,2007)以及草酸盐氧化酶(Bernier and Berna,2001)等活性。目前,有关类萌芽素蛋白在植物抗逆境反应中的作用主要集中在非生物胁迫以及病原菌方面,在抗虫方面的作用还报道得很少。烟草(*N. attenuate*)中,类萌芽素蛋白基因可受机械损伤、JA、过氧化氢以及害虫为害等诱导表达,而抑制类萌芽素蛋白基因表达的转基因烟草可以降低过氧化氢的产生,并提高烟草天蛾幼虫的适应性和烟草盲蝽(*Tupiocoris notatus*)的寄主选择性(Lou and Baldwin,2006)。

半胱氨酸蛋白酶在植物体内也参与了昆虫诱导的抗性反应,这类蛋白酶的作用机制是可以损伤昆虫中肠的围食膜,从而削弱了害虫的消化系统。Pechan 等(2000)发现鳞翅目幼虫取食玉米时,在取食部位可以迅速积累一种相对分子质量 33×10^3 的半胱氨酸蛋白酶;在玉米中过量表达该基因后鳞翅目幼虫的生长速度减缓了 60% ~80%。这种半胱氨酸蛋白酶在玉米中通过维管束系统运输(Lopez *et al.*,2007)。Mohan 等(2008)利用半胱氨酸蛋白酶 Mir1 – CP 对 4 种鳞翅目幼虫进行饲喂试验,结果表明 6×10^{-8} 的 Mir1 – CP 联合亚致死浓度的 Bt – Cry Ⅱ A,可以完全致死 4 种害虫。

外源凝集素(lectin)广泛存在于植物、动物和微生物中,它们可以和单糖或多糖可逆地结合,是一类多变的蛋白(Komath *et al.*,2006)。很多综述中阐述了凝集素参与植物的防御反应(Chrispeels and Raikhel,1991;Peumans and Vandamme,1995)。人工合成的外源凝集素饲喂昆虫后可导致很多种昆虫取食能力下降(Janzen *et al.*,1976;Shukle and Murdock,1983;Murdock *et al.*,1990;Powell *et al.*,1993;Peumans and Vandamme,1995;Rahbé *et al.*,1995;Sauvion *et al.*,2004)。Yarasi 等(2008)把大蒜外源凝集素转入水稻体内,转基因水稻对 3 种重要刺吸式害虫褐飞虱、白背飞虱和叶蝉(*Nephotettix virescens*)的抗性增强。Nagadhara 等(2004)把外源凝集素转入水稻体内增强了水稻对白背飞虱的抗性,说明外源凝集素对那些危害植物韧皮部的刺吸式害虫有很好的抗性。目前,外源凝集素的杀虫机制还不清楚,可能是由于外源凝集素能够和单糖或寡糖结合的特性,从而和昆虫消化管表皮细胞形成血清糖偶合物(Macedo *et al.*,2004);也可能是由于凝集素能够抵抗昆虫中肠的蛋白水解酶,并能和中肠内的蛋白质(如糖基化的蛋白)形成复合体(Macedo *et al.*,2004;Sauvion *et al.*,2004)。

几丁质酶可以水解几丁质,通过对几丁质有规律地降解以保证昆虫正常的生长与发育。几丁质又称甲壳素或甲壳质,是由 *N* – 乙酰 – D – 氨基葡萄糖以 β – 1,

4 糖苷键连接而成的高分子聚合物，是昆虫围食膜和体壁的重要组成部分。植物中的几丁质酶就是通过水解昆虫围食膜组分中的几丁质，达到对昆虫的防御作用。对水稻进行外施荧光假单胞菌处理，可以导致几丁质酶和 PIs 的表达量明显上升，并降低稻纵卷叶螟（*Cnaphalocrocis medinalis*）的为害率（Saravanakumar *et al.*, 2007）。在烟草（*N. tabacum*）中表达几丁质酶 A，可减轻病原菌和鳞翅目幼虫的为害（Corrado *et al.*, 2008）。过量表达几丁质酶的白僵菌对昆虫的毒性明显增强（Fan *et al.*, 2007）。过量表达几丁质酶基因的苏云金芽孢杆菌，其重组的蛋白经纯化后对棉铃虫的毒性明显增强（Ding *et al.*, 2008）。此外，几丁质酶与其他抗虫蛋白对植物的抗虫反应有增效作用。结合利用转烟草天蛾几丁质酶基因的烟草和亚致死浓度的 Bt 制剂，可以明显增加两者单独使用时对烟青虫（*Heliothis virescens*）的控制作用（Ding *et al.*, 1998）。当昆虫几丁质酶基因和蝎子毒素基因同时在油菜中过量表达时，转基因植株表现出比只过量表达一种基因时更高的杀虫活性（Wang *et al.*, 2005）。

2. 次生化合物

植物的次生化合物主要包括酚类化合物、萜类化合物以及含氮和含硫化合物等，每类的已鉴定的化合物都在数千种甚至数万种以上。植物的次生化合物有着各种各样的生物学功能，如作为授粉者的引诱剂、紫外线的保护剂、植物的化感物质、信号分子等，但防御病原菌以及植食性昆虫的为害是植物次生化合物最重要的生物学功能。由于种类繁多，因此植物次生化合物对植食性昆虫的防御功能与作用机理也是多种多样。但总体而言，植物次生化合物对植食性昆虫的防御功能主要包括直接防御作用和间接防御作用，而对植食性昆虫的作用机理而言，则主要包括抗营养作用和毒害作用。在此，我们将主要对目前已经研究得比较清楚的几类化合物作一简要介绍。

萜类化合物是植物次生化合物中已知种类最多的一类，包括半萜、单萜、倍半萜、二萜、多萜等，在植物的防御反应中起着极为重要的作用（Aharoni *et al.*, 2005）。萜类化合物对植食性昆虫的防御主要表现在两个方面，一方面是直接的毒杀或拒食作用，另一方面是作为信号物质引诱植食性昆虫的天敌，从而发挥间接防御的作用。此外，挥发性的萜类化合物亦可能被邻近的同种或异种植物所利用，激发或预警这些植物的防御反应。

很多萜类化合物对植食性昆虫有直接毒害作用（Lee *et al.*, 1997）。有些萜类化合物虽然对植食性昆虫没有直接的毒杀作用，但是会对昆虫的生长发育产生干扰作用，如作为昆虫取食的驱避剂。萜类化合物的毒性不仅表现在每一种萜类化合物本身，更在于它们之间的组合效应，不同组分的组合对植食性昆虫的毒害作用会成倍增加。萜类化合物在植株体内就是以这种组合的方式出现，因此即使一些萜类化合物的含量很低，也可能在抗虫方面起到很大的作用，萜类化合物的组合毒性可以有效抑制害虫抗毒性的提高（Laurin *et al.*, 2004）。萜类化合物在植物抗虫反应中的另一个重要作用是引诱植食性昆虫的天敌，从而间接地起到保护植物的

作用。研究发现烟草(*N. tabacum*)在植食性昆虫为害后,可以产生多种挥发性萜类物质,这些化合物可以引诱植食性昆虫的天敌并驱避植食性昆虫产卵(Kessler and Baldwin,2001)。TPS10 是玉米中一种萜类合成酶,受害虫为害的诱导表达,并催化生成包括(*E*) - β - farnesene、(*E*) - α - bergamotene 在内的众多萜类化合物;在拟南芥中过量表达该合成酶基因,导致大量萜类化合物释放并对缘腹绒茧蜂(*Cotesia marginiventris*)产生明显引诱作用(Schnee *et al.*, 2006)。玉米根虫(*Diabrotica virgifera*)为害诱导的玉米根部释放的挥发性萜类物质(*E*) - β - caryophyllene,可以引诱玉米根虫的寄生线虫——玉米根虫线虫(*Heterorhabditis megidis*),从而降低玉米根虫的存活率(Rasmann *et al.*,2005)。

生物碱作为植物体内一种十分重要的次生代谢产物,在防御植食性昆虫方面也起着重要作用(Bennett and Wallsgrove,1994)。烟碱是生物碱中研究得比较清楚的一种,烟碱可以作用于动物神经系统中的乙酰胆碱受体,因此对大多数的植食性昆虫具有毒性。利用转基因技术提高烟草中烟碱的含量,可以大大提高烟草(*N. tabacum*)对害虫的抗性(Jackson *et al.*,2002)。但烟碱含量提高对一些专性植食性昆虫也可能有益。如生长在烟碱含量较高的寄主植物上的烟草天蛾,由于可以利用烟碱来防御天敌,因而降低了寄生性天敌的寄生率,起到自我保护的作用(Barbosa *et al.*,1986)。

芥子油苷在十字花科植物中分布很广。在模式植物拟南芥中,已经发现的芥子油苷以及由黑芥子酶催化产生的衍生物有 100 多种。由于植物中很多防御植食性昆虫的化合物同时对植物本身也是有害的,因此植物一般都是贮藏有毒化合物的前体物质(Tattersall *et al.*,2001)。植物防止芥子油苷的毒害主要是通过其特殊的芥子油苷/黑芥子酶体系。芥子油苷和黑芥子酶分别贮藏在植物的不同细胞中,当植物遇到外界刺激或损伤时,底物和酶就会相遇,芥子油苷就会被降解为有毒的芥子油苷衍生物,从而抵御病虫的为害(Bones and Rossiter,1996)。例如,桃树在受桃蚜(*Myzus persicae*)为害时,可生成多种芥子油苷衍生物从而有效防御桃蚜的进一步为害(Kim *et al.*,2008)。芥子油苷的衍生物很多,植物可以通过生成不同的衍生物来防御不同的植食性昆虫。如由色氨酸产生的吲哚芥子油苷和由甲硫氨酸产生的脂肪酸芥子油苷对半翅目和鳞翅目害虫具有不同的作用效果;吲哚芥子油苷比脂肪酸芥子油苷对桃蚜具有更强的毒杀效果(Mewis *et al.*,2005)。

四、结语

植物的诱导抗虫反应是一个复杂的生理生化过程,起始于植物对来自于植食性昆虫化学诱导物的识别,通过激活植物体内多条,如 JA、SA、乙烯等信号转导途径,最终导致防御反应(防御基因表达水平上升、防御化合物积累、抗虫性上升)。在这一整体过程中,涉及植物体内众多基因表达水平的变化,这些基因涵盖了植物生理生化以及代谢等各个方面(Bostock,2005;Howe and Jander,2008)。因此,植食性昆虫为害诱导的植物抗虫反应是植物整体在生理生化以及代谢等方面的一个重

建过程，是整体由生长发育为主向防御为主的一种转移（Bostock，2005；Schwachtje and Baldwin，2008）。尽管植物诱导抗虫性的研究起步于20世纪的70年代，但真正开始深入揭示植物诱导抗虫性的化学与分子机理还得益于近10多年来基因组学、蛋白质组学、代谢组学以及正向与反向遗传学等现代技术的应用。总体而言，目前对于植物诱导抗虫性化学与分子机理的理解还属于起步阶段。迄今为止，虽然已鉴定了多个来自植食性昆虫的化学诱导物，发现了一些植物的挥发物可以激发或预警植物的防御反应，明确了JA、SA和乙烯等信号途径在植物诱导抗虫性中起着中心作用，并且也鉴定了一批植物的防御化合物，但是仍有很多问题不清楚，如植物是如何识别化学诱导物的？在害虫为害时，植物体内JA、SA和乙烯等信号分子含量是如何升高的？JA、SA和乙烯等途径的信号转导过程如何？哪些转录因子参与了植物的诱导抗虫反应？植物防御化合物生物合成的调控机理是什么？等等。因此，无疑地上述各个环节的阐明，将是今后深入研究植物诱导抗虫性化学与分子机理的重要方向。

参考文献

王琛柱，钦俊德. 1997. 植物蛋白酶抑制素抗虫作用的研究进展. 昆虫学报，40：212-218.

Agrawal G. K.，Iwahashi H.，Rakwal R. 2003. Rice MAPKs. *Biochemical and Biophysical Research Communications*，302：171-180.

Aharoni A.，Jongsma M. A.，Bouwmeester H. J. 2005. Volatile science? Metabolic engineering of terpenoids in plants. *Trends Plant Science*，10：594-602.

Alborn H. T.，Hansen T. V.，Jones T. H.，Bennett D. C.，Tumlinson J. H.，Schmelz E. A.，Teal P. E. A. 2007. Disulfooxy fatty acids from the American bird grasshopper *Schistocerca americana*，elicitors of plant volatiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*，104：12 976-12 981.

Alborn H. T.，Jones T. H.，Stenhagen G. S.，Tumlinson J. H. 2000. Identification and synthesis of volicitin and related components from beet armyworm oral secretions. *Journal of Chemical Ecology*，26：203-220.

Alborn T.，Turlings T. C. J.，Jones T. H.，Stenhagen G.，Loughrin J. H.，Tumlinson J. H. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*，276：945-949.

Andreasson E.，Jenkins T.，Brodersen P.，Thorgrimsen S.，Petersen N. H. T.，Zhu S. J.，Qiu J. L.，Micheelsen P.，Rocher A.，Petersen M.，Newman M. A.，Nielsen H. B.，Hirt H.，Somssich I.，Mattsson O.，Mundy J. 2005. The MAP kinase substrate MKS1 is a regulator of plant defense responses. *Embo Journal*，24：2 579-2 589.

Arimura G.，Ozawa R.，Horiuchi J.，Nishioka T.，Takabayashi J. 2001. Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. *Biochemical Systematics and Ecology*，29：1 049-1 061.

Arimura G.，Ozawa R.，Nishioka T.，Boland W.，Koch T.，Kuhnemann F.，Takabayashi J. 2002. Herbivore-induced volatiles induce the emission of ethylene in neighboring lima bean plants. *Plant Journal*，29：87-98.

Arimura G. ,Ozawa R. ,Shimoda T. ,Nishioka T. ,Boland W. ,Takabyashi J. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*,406:512-515.

Asai T. ,Tena G. ,Plotnikova J. ,Willmann M. R. ,Chiu W. L. ,Gomez-Gomez L. ,Boller T. ,Ausubel F. M. ,Sheen J. 2002. MAP kinase signalling cascade in *Arabidopsis* innate immunity. *Nature*,415:977-983.

Baldwin I. T. ,Halitschke R. ,Paschold A. ,von Dahl C. C. ,Preston C. A. 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions:'Talking trees' in the genomics era. *Science*,311:812-815.

Barbosa P. ,Saunders J. A. ,Kemper J. ,Trumbule R. ,Olechno J. ,Martinat P. 1986. Plant Allelochemicals and Insect Parasitoids Effects of Nicotine on *Cotesia congregata*(Say)(Hymenoptera,Braconidae) and *Hyposoter annulipes*(Cresson)(Hymenoptera,Ichneumonidae). *Journal of Chemical Ecology*,12:1 319-1 328.

Bell E. ,Mullet J. E. 1993. Characterization of an *Arabidopsis*—Lipoxygenase Gene Responsive to Methyl Jasmonate and Wounding. *Plant Physiology*,103:1 133-1 137.

Bennett R. N. ,Wallsgrove R. M. 1994. Secondary Metabolites in Plant Defense-Mechanisms. *New Phytologist*,127:617-633.

Bernier F. ,Berna A. 2001. Germins and germin-like proteins:Plant do-all proteins. But what do they do exactly? *Plant Physiology and Biochemistry*,39:545-554.

Bhattacharyya A. ,Leighton S. M. ,Babu C. R. 2007. Bioinsecticidal activity of *Archidendron ellipticum* trypsin inhibitor on growth and serine digestive enzymes during larval development of *Spodoptera litura*. *Comparative Biochemistry and Physiology C—Toxicology & Pharmacology*,145:669-677.

Bones A. M. ,Rossiter J. T. 1996. The myrosinase-glucosinolate system,its organisation and biochemistry. *Physiologia Plantarum*,97:194-208.

Bostock R. M. 2005. Signal crosstalk and induced resistance:Straddling the line between cost and benefit. *Annual Review of Phytopathology*,43:545-580.

Botelho S. ,Siquera C. L. ,Jardim B. C. ,Machado O. L. T. ,Neves-Ferreira A. G. C. ,Perales J. ,Jacinto T. 2008. Trypsin Inhibitors in Passion Fruit(*Passiflora* f. *edulis flavicarpa*) Leaves:Accumulation in Response to Methyl Jasmonate,Mechanical Wounding,and Herbivory. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,56:9 404-9 409.

Briosch D. ,Naddlini L. ,Bengtson M. H. ,Sogayar M. C. ,Moura D. S. ,Silva-Filho M. C. 2007. General up regulation of *Spodopter frugiperda* trypsins and chymotrypsins allows its adaption to soybean proteinase inhibitor. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*,37:1 283-1 290.

Broadway R. M. ,Duffey S. S. 1986. Plant Proteinase-Inhibitors—Mechanism of Action and Effect on the Growth and Digestive Physiology of Larval *Heliothis zea* and *Spodoptera exiqua*. *Journal of Insect Physiology*,32:827-833.

Chen H. ,McCaig B. C. ,Melotto M. ,He S. Y. ,Howe G. A. 2004. Regulation of plant arginase by wounding,jasmonate,and the phytotoxin coronatine. *Journal of Biological Chemistry*,279:45 998-46 007.

Chen H. ,Wilkerson C. G. ,Kuchar J. A. ,Phinney B. S. ,Howe G. A. 2005. Jasmonate-inducible plant enzymes degrade essential amino acids in the herbivore midgut. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,102:19 237-19 242.

Chen K. ,Rajewsky N. 2007. The evolution of gene regulation by transcription factors and microRNAs.

Nature Reviews Genetics, 8 : 93-103.

Chen M. S. 2008. Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review. *Insect Science*, 15: 101-114.

Cheng A. X., Xiang C. Y., Li J. X., Yang C. Q., Hu W. L., Wang L. J., Lou Y. G., Chen X. Y. 2007. The rice(*E*)-beta-caryophyllene synthase (OsTPS3) accounts for the major inducible volatile sesquiterpenes. *Phytochemistry*, 68 : 1 632-1 641.

Chico J. M., Chini A., Fonseca S., Solano R. 2008. JAZ repressors set the rhythm in jasmonate signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 11 : 486-494.

Chrispeels M. J., Raikhel N. V. 1991. Lectins, Lectin Genes, and Their Role in Plant Defense. *Plant Cell*, 3 : 1-9.

Cipollini D., Enright S., Traw M. B., Bergelson J. 2004. Salicylic acid inhibits jasmonic acid-induced resistance of *Arabidopsis thaliana* to *Spodoptera exigua*. *Molecular Ecology*, 13 : 1 643-1 653.

Colazza S., Fucarino A., Peri E., Salerno G., Conti E., Bin F. 2004. Insect oviposition induces volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids. *Journal of Experimental Biology*, 207: 47-53.

Constabel C. P., Bergey D. R., Ryan C. A. 1995. Systemin activates synthesis of wound-inducible tomato leaf polyphenol oxidase via the octadecanoid defense signaling pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92 : 407-411.

Corrado G., Arciello S., Fanti P., Fiandra L., Garonna A., Digilio M. C., Lorito M., Giordana B., Pennacchio F., Rao R. 2008. The chitinase A from the baculovirus AcMNPV enhances resistance to both fungi and herbivorous pests in tobacco. *Transgenic Research*, 17 : 557-571.

Damle M. S., Giri A. P., Sainani M. N., Gupta V. S. 2005. Higher accumulation of proteinase inhibitors in flowers than leaves and fruits as a possible basis for differential feeding preference of *Helicoverpa armigera* on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill, Cv. Dhanashree). *Phytochemistry*, 66: 2 659-2 667.

De Folter S., Busscher J., Colombo L., Losa A., Angenent G. C. 2004. Transcript profiling of transcription factor genes during silique development in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*, 56 : 351-366.

Devoto A., Nieto-Rostro M., Xie D. X., Ellis C., Harmston R., Patrick E., Davis J., Sherratt L., Coleman M., Turner J. G. 2002. COI1 links jasmonate signalling and fertility to the SCF ubiquitin-ligase complex in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 32 : 457-466.

Ding X. F., Gopalakrishnan B., Johnson L. B., White F. F., Wang X. R., Morgan T. D., Kramer K. J., Muthukrishnan S. 1998. Insect resistance of transgenic tobacco expressing an insect chitinase gene. *Transgenic Research*, 7 : 77-84.

Ding X. Z., Luo Z. H., Xia L. Q., Gao B., Sun Y. J., Zhang Y. M. 2008. Improving the insecticidal activity by expression of a recombinant *cry1Ac* gene with chitinase-encoding gene in acrystalliferous *Bacillus thuringiensis*. *Current Microbiology*, 56 : 442-446.

Dombrecht B., Xue G. P., Sprague S. J., Kirkegaard J. A., Ross J. J., Reid J. B., Fitt G. P., Sewelam N., Schenk P. M., Manners J. M., Kazan K. 2007. MYC2 differentially modulates diverse jasmonate-dependent functions in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 : 2 225-2 245.

Doss R. P. 2005. Treatment of pea pods with bruchin B results in up-regulation of a gene similar to *MtN19*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 43 : 225-231.

Duan X. L. ,Li X. G. ,Xue Q. Z. ,AboElSaad M. ,Xu D. P. ,Wu R. 1996. Transgenic rice plants harboring an introduced potato proteinase inhibitor II gene are insect resistant. *Nature Biotechnology*,14:494-498.

Ellis C. ,Turner J. G. 2001. The *Arabidopsis* mutant *cev1* has constitutively active jasmonate and ethylene signal pathways and enhanced resistance to pathogens. *Plant Cell*,13:1 025-1 033.

Engelberth J. , Alborn H. T. , Schmelz E. A. , Tumlinson J. H. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,101:1 781-1 785.

Eulgem T. ,Somssich I. E. 2007. Networks of WRKY transcription factors in defense signaling. *Current Opinion in Plant Biology*,10:366-371.

Fan Y. H. ,Fang W. G. ,Guo S. J. ,Pei X. Q. ,Zhang Y. J. ,Xiao Y. H. ,Li D. M. ,Jin K. ,Bidochka M. J. ,Pei Y. 2007. Increased insect virulence in *Beauveria bassiana* strains overexpressing an engineered chitinase. *Applied and Environmental Microbiology*,73:295-302.

Farag M. A. ,Paré P. W. 2002. C-6-green leaf volatiles trigger local and systemic VOC emissions in tomato. *Phytochemistry*,61:545-554.

Farmer E. E. ,Ryan C. A. 1990. Interplant communication—airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase-inhibitors in plant—Leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,87:7 713-7 716.

Felton G. W. ,Bi J. L. ,Summers C. B. ,Mueller A. J. ,Duffey S. S. 1994. Potential role of lipoxygenases in defense against insect herbivory. *Journal of Chemical Ecology*,20:651-666.

Felton G. W. ,Donato K. K. ,Broadway R. M. ,Duffey S. S. 1992. Impact of oxidized plant phenolics on the nutritonal quality of dietary-protein to a noctuid herbivore, *Spodoptera exigua*. *Journal of Insect Physiology*,38:277-285.

Felton G. W. ,Korth K. L. ,Bi J. L. ,Wesley S. V. ,Huhman D. V. ,Mathews M. C. ,Murphy J. B. ,Lamb C. ,Dixon R. A. 1999. Inverse relationship between systemic resistance of plants to microorganisms and to insect herbivory. *Current Biology*,9:317-320.

Frost C. J. ,Mescher M. C. ,Dervinis C. ,Davis J. M. ,Carlson J. E. ,De Moraes C. M. 2008. Priming defense genes and metabolites in hybrid poplar by the green leaf volatile cis-3-hexenyl acetate. *New Phytologist*,180:722-733.

Godard K. A. ,Byun-McKay A. ,Levasseur C. ,Plant A. ,Seguin A. ,Bohlmann J. 2007. Testing of a heterologous, wound-and insect-inducible promoter for functional genomics studies in conifer defense. *Plant Cell Reports*,26:2 083-2 090.

Godard K. A. ,White R. ,Bohlmann J. 2008. Monoterpene-induced molecular responses in *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*,69:1 838-1 849.

Gomes A. D. G. ,Dias S. C. ,Bloch C. ,Melo F. R. ,Furtado J. R. ,Monnerat R. G. ,Grossi-de-Sa M. F. ,Franco O. L. 2005. Toxicity to cotton boll weevil *Anthonomus grandis* of a trypsin inhibitor from chickpea seeds. *Comparative Biochemistry and Physiology B—Biochemistry & Molecular Biology*,140:313-319.

Gucciardo S. ,Wisniewski J. P. ,Brewin N. J. ,Bornemann S. 2007. A germin-like protein with superoxide dismutase activity in pea nodules with high protein sequence identity to a putative rhicadhesin receptor. *Journal of Experimental Botany*,58:1 161-1 171.

Halitschke R. ,Baldwin I. T. 2003. Antisense LOX expression increases herbivore performance by decreasing defense responses and inhibiting growth-related transcriptional reorganization in *Nicotiana attenuata. Plant Journal*,36:794-807.

Halitschke R. ,Gase K. ,Hui D. Q. ,Schmidt D. D. ,Baldwin I. T. 2003. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. Ⅵ. Microarray analysis reveals that most herbivore-specific transcriptional changes are mediated by fatty acid-amino acid conjugates. *Plant Physiology*,131:1 894-1 902.

Halitschke R. , Ziegler J. , Keinanen M. , Baldwin I. T. 2004. Silencing of hydroperoxide lyase and allene oxide synthase reveals substrate and defense signaling crosstalk in *Nicotiana attenuata. Plant Journal*,40:35-46.

Harfouche A. L. ,Shivaji R. ,Stocker R. ,Williams P. W. ,Luthe D. S. 2006. Ethylene signaling mediates a maize defense response to insect herbivory. *Molecular Plant-Microbe Interactions*,19:189-199.

Hartl M. ,Merker H. ,Schmidt D. D. , Baldwin I. T. 2008. Optimized virus-induced gene silencing in *Solanum nigrum* reveals the defensive function of leucine aminopeptidase against herbivores and the shortcomings of empty vector controls. *New Phytologist*,179:356-365.

Haruta M. ,Major I. T. ,Christopher M. E. ,Patton J. J. ,Constabel C. P. 2001. A Kunitz trypsin inhibitor gene family from trembling aspen(*Populus tremuloides* Michx.) : cloning, functional expression, and induction by wounding and herbivory. *Plant Molecular Biology*,46:347-359.

Heitz T. , Bergey D. R. , Ryan C. A. 1997. A gene encoding a chloroplast-targeted lipoxygenase in tomato leaves is transiently induced by wounding, systemin, and methyl jasmonate. *Plant Physiology*, 114:1 085-1 093.

Hermsmeier D. ,Schittko U. ,Baldwin I. T. 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. I. Large-scale changes in the accumulation of growth-and defense-related plant mRNAs. *Plant Physiology*, 125:683-700.

Hildebrand D. F. ,Brown G. C. ,Jackson D. M. ,Hamiltonkemp T. R. 1993. Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. *Journal of Chemical Ecology*,19:1 875-1 887.

Hilder V. A. ,Barker R. F. ,Samour R. A. , Gatehouse A. M. R. ,Gatehouse J. A. ,Boulter D. 1989. Protein and cDNA Sequences of Bowman-Birk Protease Inhibitors from the Cowpea(*Vigna unguiculata* Walp). *Plant Molecular Biology*,13:701-710.

Hildmann T. ,Ebneth M. ,Penacortes H. ,Sanchezserrano J. J. ,Willmitzer L. ,Prat S. 1992. General roles of abscisic and jasmonic acid in gene activation as a result of mechanical wounding. *Plant Cell*, 4:1 157-1 170.

Hilker M. , Kobs C. , Varma M. , Schrank K. 2002. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. *Journal of Experimental Biology*,205:455-461.

Hilker M. ,Meiners T. 2006. Early herbivore alert:Insect eggs induce plant defense. *Journal of Chemical Ecology*,32:1 379-1 397.

Hilker M. ,Stein C. ,Schroder R. ,Varama M. ,Mumm R. 2005. Insect egg deposition induces defence responses in *Pinus sylvestris*: characterisation of the elicitor. *Journal of Experimental Biology*,208: 1 849-1 854.

Howe G. A. 2004. Jasmonates as signals in the wound response. *Journal of Plant Growth Regulation*,

23:223-237.

Howe G. A. ,Jander G. 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*,59:41-66.

Howe G. A. ,Lightner J. ,Browse J. ,Ryan C. A. 1996. An octadecanoid pathway mutant(JL5) of tomato is compromised in signaling for defense against insect attack. *Plant Cell*,8:2 067-2 077.

Hui D. , Iqbal J. , Lehmann K. , Gase K. , Saluz H. P. , Baldwin I. T. 2003. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta*(Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*: V. Microarray analysis and further characterization of large-scale changes in herbivore-induced mRNAs. *Plant Physiology*,131:1 877-1 893.

Jackson D. M. ,Johnson A. W. ,Stephenson M. G. 2002. Survival and development of *Heliothis virescens* (Lepidoptera:Noctuidae) larvae on isogenic tobacco lines with different levels of alkaloids. *Journal of Economic Entomology*,95:1 294-1 302.

Janzen D. H. ,Juster H. B. ,Liener I. E. 1976. Insecticidal action of phytohemagglutinin in black beans on a Bruchid beetle. *Science*,192:795-796.

Journot-Catalino N. ,Somssich I. E. , Roby D. , Kroj T. 2006. The transcription factors WRKY11 and WRKY17 act as negative regulators of basal resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 18: 3 289-3 302.

Kahl J. ,Siemens D. H. , Aerts R. J. , Gabler R. , Kuhnemann F. , Preston C. A. , Baldwin I. T. 2000. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. *Planta*,210:336-342.

Kandoth P. K. ,Ranf S. ,Pancholi S. S. ,Jayanty S. ,Walla M. D. ,Miller W. ,Howe G. A. ,Lincoln D. E. ,Stratmann J. W. 2007. Tomato MAPKs LeMPK1, LeMPK2, and LeMPK3 function in the systemin-mediated defense response against herbivorous insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,104:12 205-12 210.

Kang J. H. ,Wang L. ,Giri A. ,Baldwin I. T. 2006. Silencing threonine deaminase and JAR4 in *Nicotiana attenuata* impairs jasmonic acid-isoleucine-mediated defenses against *Manduca sexta*. *Plant Cell*,18:3 303-3 320.

Karban R. ,Baldwin I. T. ,Baxter K. J. ,Laue G. ,Felton G. W. 2000. Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 125:66-71.

Kessler A. ,Baldwin I. T. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*,291:2 141-2 144.

Kessler A. ,Baldwin I. T. 2002. Plant responses to insect herbivory:The emerging molecular analysis. *Annual Review of Plant Biology*,53:299-328.

Kessler A. ,Halitschke R. ,Diezel C. ,Baldwin I. T. 2006. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, 148: 280-292.

Kim J. H. ,Lee B. W. ,Schroeder F. C. ,Jander G. 2008. Identification of indole glucosinolate breakdown products with antifeedant effects on *Myzus persicae*(green peach aphid). *Plant Journal*,54: 1 015-1 026.

Koiwa H. ,Bressan R. A. ,Hasegawa P. M. 1997. Regulation of protease inhibitors and plant defense.

Trends in Plant Science,2:379-384.

Komath S. S., Kavitha M., Swamy M. J. 2006. Beyond carbohydrate binding: new directions in plant lectin research. *Organic & Biomolecular Chemistry*,4:973-988.

Lait C. G., Alborn H. T., Teal P. E. A., Tumlinson J. H. 2003. Rapid biosynthesis of *N*-linolenoyl-L-glutamine, an elicitor of plant volatiles, by membrane-associated enzyme(s) in *Manduca sexta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,100:7 027-7 032.

Laskowski M., Kato I. 1980. Protein Inhibitors of Proteinases. *Annual Review of Biochemistry*,49:593-626.

Lee S., Tsao R., Peterson C., Coats J. R. 1997. Insecticidal activity of monoterpenoids to western corn rootworm(Coleoptera: Chrysomelidae), twospotted spider mite(Acari: Tetranychidae), and house fly (Diptera: Muscidae). *Journal of Economic Entomology*,90:883-892.

Leon J., Royo J., Vancanneyt G., Sanz C., Silkowski H., Griffiths G., Sanchez-Serrano J. J. 2002. Lipoxygenase H1 gene silencing reveals a specific role in supplying fatty acid hydroperoxides for aliphatic aldehyde production. *Journal of Biological Chemistry*,277:416-423.

Li C. Y., Liu G. H., Xu C. C., Lee G. I., Bauer P., Ling H. Q., Ganal M. W., Howe G. A. 2003. The tomato suppressor of prosystemin-mediated responses2 gene encodes a fatty acid desaturase required for the biosynthesis of jasmonic acid and the production of a systemic wound signal for defense gene expression. *Plant Cell*,15:1 646-1 661.

Li L., Zhao Y. F., McCaig B. C., Wingerd B. A., Wang J. H., Whalon M. E., Pichersky E., Howe G. A. 2004. The tomato homolog of CORONATINE-INSENSITIVE1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development. *Plant Cell*,16:783.

Li Q., Xie Q. G., Smith-Becker J., Navarre D. A., Kaloshian I. 2006. Mi-1-Mediated aphid resistance involves salicylic acid and mitogen-activated protein kinase signaling cascades. *Molecular Plant-Microbe Interactions*,19:655-664.

Liu Y. D., Zhang S. Q. 2004. Phosphorylation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase by MPK6, a stress-responsive mitogen-activated protein kinase, induces ethylene biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*,16:3 386-3 399.

Lopez L., Camas A., Shivaji R., Ankala A., Williams P., Luthe D. 2007. Mir1-CP, a novel defense cysteine protease accumulates in maize vascular tissues in response to herbivory. *Planta*,226:517-527.

Lorenzo O., Chico J. M., Sanchez-Serrano J. J., Solano R. 2004. JASMONATE-INSENSITIVE1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*,16:1 938-1 950.

Lorenzo O., Piqueras R., Sanchez-Serrano J. J., Solano R. 2003. ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense. *Plant Cell*,15:165-178.

Lou Y. G., Baldwin I. T. 2006. Silencing of a germin-like gene in *Nicotiana attenuata* improves performance of native herbivores. *Plant Physiology*,140:1 126-1 136.

Macedo M. L. R., De Castro M. M., Freire M. D. M. 2004. Mechanisms of the insecticidal action of TEL(talisia esculenta lectin) against *Callosobruchus maculatus*(Coleoptera: Bruchidae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*,56:84-96.

Mahanil S. , Attajarusit J. , Stout M. J. , Thipyapong P. 2008. Overexpression of tomato polyphenol oxidase increases resistance to common cutworm. *Plant Science* ,174 :456-466.

Maheswaran G. , Pridmore L. , Franz P. , Anderson M. A. 2007. A proteinase inhibitor from *Nicotiana alata* inhibits the normal development of light-brown apple moth , *Epiphyas postvittana* in transgenic apple plants. *Plant Cell Reports* ,26 :773-782.

Mao P. , Duan M. R. , Wei C. H. , Li Y. 2007. WRKY62 transcription factor acts downstream of cytosolic NPR1 and negatively regulates jasmonate-responsive gene expression. *Plant and Cell Physiology* , 48 :833-842.

Mattiacci L. , Dicke M. , Posthumus M. A. 1995. Beta-glucosidase-an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* ,92 :2 036-2 040.

Mattiacci L. , Rocca B. A. , Scascighini N. , D' Alessandro M. , Hern A. , Dorn S. 2001. Systemically induced plant volatiles emitted at the time of ' danger' . *Journal of Chemical Ecology* ,27 :2 233-2 252.

McConn M. , Creelman R. A. , Bell E. , Mullet J. E. , Browse J. 1997. Jasmonate is essential for insect defense *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , 94 :5 473-5 477.

Mehrtens F. , Kranz H. , Bednarek P. , Weisshaar B. 2005. The *Arabidopsis* transcription factor MYB12 is a flavonol-specific regulator of phenylpropanoid biosynthesis. *Plant Physiology* ,138 :1 083-1 096.

Melander M. , Ahman I. , Kamnert I. , Stromdahl A. C. 2003. Pea lectin expressed transgenically in oilseed rape reduces growth rate of pollen beetle larvae. *Transgenic Research* ,12 :555-567.

Meszaros T. , Helfer A. , Hatzimasoura E. , Magyar Z. , Serazetdinova L. , Rios G. , Bardoczy V. , Teige M. , Koncz C. , Peck S. , Bogre L. 2006. The *Arabidopsis* MAP kinase kinase MKK1 participates in defence responses to the bacterial elicitor flagellin. *Plant Journal* ,48 :485-498.

Mewis I. , Appel H. M. , Hom A. , Raina R. , Schultz J. C. 2005. Major signaling pathways modulate *Arabidopsis* glucosinolate accumulation and response to both phloem-feeding and chewing insects. *Plant Physiology* ,138 :1 149-1 162.

Mishra N. S. , Tuteja R. , Tuteja N. 2006. Signaling through MAP kinase networks in plants. *Archives of Biochemistry and Biophysics* ,452 :55-68.

Mohan S. , Ma P. W. , Williams W. P. , Luthe D. S. 2008. A naturally occurring plant cysteine protease possesses remarkable toxicity against insect pests and synergizes *Bacillus thuringiensis* toxin. *PLoS One* ,3 :e1 786.

Mori N. , Yoshinaga N. , Sawada Y. , Fukui M. , Shimoda M. , Fujisaki K. , Nishida R. , Kuwahara Y. 2003. Identification of volicitin-related compounds from the regurgitant of lepidopteran caterpillars. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry* ,67 :1 168-1 171.

Murdock L. L. , Huesing J. E. , Nielsen S. S. , Pratt R. C. , Shade R. E. 1990. Biological effects of plant-lectins in the cowpea weevil. *Phytochemistry* ,29 :85-89.

Musser R. O. , Hum-Musser S. M. , Eichenseer H. , Peiffer M. , Ervin G. , Murphy J. B. , Felton G. W. 2002. Herbivory :Caterpillar saliva beats plant defences—A new weapon emerges in the evolutionary arms race between plants and herbivores. *Nature* ,416 :599-600.

Nagadhara D. , Ramesh S. , Pasalu I. C. , Rao Y. K. , Sarma N. P. , Reddy V. D. , Rao K. V. 2004. Transgenic rice plants expressing the snowdrop lectin gene(gna) exhibit high-level resistance to the

whitebacked planthopper(*Sogatella furcifera*). *Theoretical and Applied Genetics*, 109 : 1 399-1 405.

Nakagami H. , Pitzschke A. , Hirt H. 2005. Emerging MAP kinase pathways in plant stress signalling. *Trends in Plant Science*, 10 : 339-346.

Nakano T. , Suzuki K. , Fujimura T. , Shinshi H. 2006. Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and Rice. *Plant Physiology*, 140 : 411-432.

ODonnell P. J. , Calvert C. , Atzorn R. , Wasternack C. , Leyser H. M. O. , Bowles D. J. 1996. Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants. *Science*, 274 : 1 914-1 917.

Oliver J. E. , Doss R. P. , Williamson R. T. , Carney J. R. , DeVilbiss E. D. 2000. Bruchins-mitogenic 3-(hydroxypropanoyl) esters of long chain diols from weevils of the bruchidae. *Tetrahedron*, 56 : 7 633-7 641.

Ortego F. , Novillo C. , Sanchez-Serrano J. J. , Castanera P. 2001. Physiological response of Colorado potato beetle and beet armyworm larvae to depletion of wound-inducible proteinase inhibitors in transgenic potato plants. *Journal of Insect Physiology*, 47 : 1 291-1 300.

Ozawa R. , Arimura G. , Takabayashi J. , Shimoda T. , Nishioka T. 2000. Involvement of jasmonate- and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. *Plant and Cell Physiology*, 41 : 391-398.

Paré P. W. , Alborn H. T. , Tumlinson J. H. 1998. Concerted biosynthesis of an insect elicitor of plant volatiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95 : 13 971-13 975.

Paré P. W. , Farag M. A. , Krishnamachari V. , Zhang H. M. , Ryu C. M. , Kloepper J. W. 2005. Elicitors and priming agents initiate plant defense responses. *Photosynthesis Research*, 85 : 149-159.

Pautot V. , Holzer F. M. , Reisch B. , Walling L. L. 1993. Leucine aminopeptidase—an inducible component of the defense response in *Lycopersicon esculenyum* (Tomato). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90 : 9 906-9 910.

Pechan T. , Ye L. J. , Chang Y. M. , Mitra A. , Lin L. , Davis F. M. , Williams W. P. , Luthe D. S. 2000. A unique 33-kD cysteine proteinase accumulates in response to larval feeding in maize genotypes resistant to fall armyworm and other lepidoptera. *Plant Cell*, 12 : 1 031-1 040.

Petersen M. , Brodersen P. , Naested H. , Andreasson E. , Lindhart U. , Johansen B. , Nielsen H. B. , Lacy M. , Austin M. J. , Parker J. E. , Sharma S. B. , Klessig D. F. , Martienssen R. , Mattsson O. , Jensen A. B. , Mundy J. 2000. *Arabidopsis* MAP kinase 4 negatively regulates systemic acquired resistance. *Cell*, 103 : 1 111-1 120.

Peumans W. J. , Vandamme E. J. M. 1995. The role of lectins in plant defese. *Histochemical Journal*, 27 : 253-271.

Ping L. Y. , Buchler R. , Mithofer A. , Svatos A. , Spiteller D. , Dettner K. , Gmeiner S. , Piel J. , Schlott B. , Boland W. 2007. A novel Dps-type protein from insect gut bacteria catalyses hydrolysis and synthesis of N-acyl amino acids. *Environmental Microbiology*, 9 : 1 572-1 583.

Pinto M. S. T. , Siqueira F. P. , Oliveira A. E. A. , Fernandes K. V. S. 2008. A wounding-induced PPO from cowpea(*Vigna unguiculata*) seedlings. *Phytochemistry*, 69 : 2 297-2 302.

Pohnert G. , Jung V. , Haukioja E. , Lempa K. , Boland W. 1999. New fatty acid amides from regurgitant of lepidopteran(Noctuidae, Geometridae) caterpillars. *Tetrahedron*, 55 : 11 275-11 280.

Powell K. S. , Gatehouse A. M. R. , Hilder V. A. , Gatehouse J. A. 1993. Antimetabolic effects if plant-

lectins and plant fungal enzymes on the nymphal stages of 2 important rice pests, *Nilaparvata lugens* and *Nephotettix cinciteps*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 66: 119-126.

Rahbe Y., Sauvion N., Febvay G., Peumans W. J., Gatehouse A. M. R. 1995. Toxicity if lectins and processing of ingested proteins in the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 76: 143-155.

Rasmann S., Kollner T. G., Degenhardt J., Hiltpold I., Toepfer S., Kuhlmann U., Gershenzon J., Turlings T. C. J. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434: 732-737.

Ren C. M., Zhu Q., Gao B. D., Ke S. Y., Yu W. C., Xie D. X., Peng W. 2008. Transcription factor WRKY70 displays important but no indispensable roles in jasmonate and salicylic acid signaling. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50: 630-637.

Reymond P., Bodenhausen N., Van Poecke R. M. P., Krishnamurthy V., Dicke M., Farmer E. E. 2004. A conserved transcript pattern in response to a specialist and a generalist herbivore. *Plant Cell*, 16: 3 132-3 147.

Roda A., Halitschke R., Steppuhn A., Baldwin I. T. 2004. Individual variability in herbivore-specific elicitors from the plant's perspective. *Molecular Ecology*, 13: 2 421-2 433.

Rojo E., Solano R., Sanchez-Serrano J. J. 2003. Interactions between signaling compounds involved in plant defense. *Journal of Plant Growth Regulation*, 22: 82-98.

Rostas M., Turlings T. C. J. 2008. Induction of systemic acquired resistance in *Zea mays* also enhances the plant's attractiveness to parasitoids. *Biological Control*, 46: 178-186.

Royo J., Leon J., Vancanneyt G., Albar J. P., Rosahl S., Ortego F., Castanera P., Sanchez-Serrano J. J. 1999. Antisense-mediated depletion of a potato lipoxygenase reduces wound induction of proteinase inhibitors and increases weight gain of insect pests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 1 146-1 151.

Royo J., Vancanneyt G., Perez A. G., Sanz C., Stormann K., Rosahl S., SanchezSerrano J. J. 1996. Characterization of three potato lipoxygenases with distinct enzymatic activities and different organ-specific and wound-regulated expression patterns. *Journal of Biological Chemistry*, 271: 21 012-21 019.

Ruther J., Kleier S. 2005. Plant-plant signaling: Ethylene synergizes volatile emission in *Zea mays* induced by exposure to (*Z*)-3-Hexen-1-ol. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 2 217-2 222.

Sagili R. R., Pankiw T., Zhu-Salzman K. 2005. Effects of soybean trypsin inhibitor on hypopharyngeal gland protein content, total midgut protease activity and survival of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Insect Physiology*, 51: 953-957.

Saravanakumar D., Muthumeena K., Lavanya N., Suresh S., Rajendran L., Raguchander T., Samiyappan R. 2007. Pseudomonas-induced defence molecules in rice plants against leaffolder (*Cnaphalocrocis medinalis*) pest. *Pest Management Science*, 63: 714-721.

Saravitz D. M., Siedow J. N. 1996. The differential expression of wound-inducible lipoxygenase genes in soybean leaves. *Plant Physiology*, 110: 287-299.

Sauvion N., Charles H., Febvay G., Rahbe Y. 2004. Effects of jackbean lectin (ConA) on the feeding behaviour and kinetics of intoxication of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110: 31-44.

Sawada Y. , Yoshinaga N. , Fujisaki K. , Nishida R. , Kuwahara Y. , Mori N. 2006. Absolute configuration of volicitin from the regurgitant of lepidopteran caterpillars and biological activity of volicitin-related compounds. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 70 : 2 185-2 190.

Schlumbaum A. , Mauch F. , Vogeli U. , Boller T. 1986. Plant Chitinases Are Potent Inhibitors of Fungal Growth. *Nature*, 324 : 365-367.

Schmelz E. A. , Alborn H. T. , Banchio E. , Tumlinson J. H. 2003. Quantitative relationships between induced jasmonic acid levels and volatile emission in *Zea mays* during *Spodoptera exigua* herbivory. *Planta*, 216 : 665-673.

Schmelz E. A. , Carroll M. J. , LeClere S. , Phipps S. M. , Meredith J. , Chourey P. S. , Alborn H. T. , Teal P. E. A. 2006. Fragments of ATP synthase mediate plant perception of insect attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103 : 8 894-8 899.

Schmelz E. A. , LeClere S. , Carroll M. J. , Alborn H. T. , Teal P. E. A. 2007. Cowpea chloroplastic ATP synthase is the source of multiple plant defense elicitors during insect herbivory. *Plant Physiology*, 144 : 793-805.

Schmidt D. D. , Voelckel C. , Hartl M. , Schmidt S. , Baldwin I. T. 2005. Specificity in ecological interactions. Attack from the same lepidopteran herbivore results in species-specific transcriptional responses in two solanaceous host plants. *Plant Physiology*, 138 : 1 763-1 773.

Schnee C. , Kollner T. G. , Held M. , Turlings T. C. J. , Gershenzon J. , Degenhardt J. 2006. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103 : 1 129-1 134.

Schulze B. , Dabrowska P. and Boland W. 2007. Rapid enzymatic isomerization of 12-oxophytodienoic acid in the gut of lepidopteran larvae. *Chembiochem*, 8 : 208-216.

Schwachtje J. , Baldwin I. T. 2008. Why does herbivore attack reconfigure primary metabolism? *Plant Physiology*, 146 : 845-851.

Seo S. , Okamoto N. , Seto H. , Ishizuka K. , Sano H. , Ohashi Y. 1995. Tobacco Map Kinase—a Possible Mediator in Wound Signal-Transduction Pathways. *Science*, 270 : 1 988-1 992.

Seo S. , Sano H. , Ohashi Y. 1999. Jasmonate-based wound signal transduction requires activation of WIPK, a tobacco mitogen-activated protein kinase. *Plant Cell*, 11 : 289-298.

Shukle R. H. , Murdock L. L. 1983. Lipoxygenase, trypsin-inhibitor, and lectin from soybeans—effects on larval growth of *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae). *Environmental Entomology*, 12 : 787-791.

Singh K. , Foley R. C. , Onate-Sanchez L. 2002. Transcription factors in plant defense and stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 5 : 430-436.

Skibbe M. , Qu N. , Galis I. , Baldwin I. T. 2008. Induced plant defenses in the natural environment: *Nicotiana attenuata* WRKY3 and WRKY6 coordinate responses to herbivory. *Plant Cell*, 20 : 1 984-2 000.

Solano R. , Ecker J. R. 1998. Ethylene gas : perception, signaling and response. *Current Opinion in Plant Biology*, 1 : 393-398.

Spoel S. H. , Koornneef A. , Claessens S. M. C. , Korzelius J. P. , Van Pelt J. A. , Mueller M. J. , Buchala A. J. , Metraux J. P. , Brown R. , Kazan K. , Van Loon L. C. , Dong X. N. , Pieterse C. M. J. 2003.

NPR1 modulates cross-talk between salicylate-and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol. *Plant Cell*,15:760-770.

Stintzi A. ,Weber H. ,Reymond P. ,Browse J. ,Farmer E. E. 2001. Plant defense in the absence of jasmonic acid:The role of cyclopentenones. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,98:12 837-12 842.

Tattersall D. B. ,Bak S. ,Jones P. R. ,Olsen C. E. ,Nielsen J. K. ,Hansen M. L. ,Hoj P. B. ,Moller B. L. 2001. Resistance to an herbivore through engineered cyanogenic glucoside synthesis. *Science*,293:1 826-1 828.

Thines B. ,Katsir L. ,Melotto M. ,Niu Y. ,Mandaokar A. ,Liu G. H. ,Nomura K. ,He S. Y. ,Howe G. A. ,Browse J. 2007. JAZ repressor proteins are targets of the SCF^{COI1} complex during jasmonate signalling. *Nature*,448:661-662.

Thipyapong P. ,Steffens J. C. 1997. Tomato polyphenol oxidase—Differential response of the polyphenol oxidase F promoter to injuries and wound signals. *Plant Physiology*,115:409-418.

Truitt C. L. ,Wei H. X. ,Paré P. W. 2004. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. *Plant Cell*,16:523-532.

Tscharntke T. ,Thiessen S. ,Dolch R. ,Boland W. 2001. Herbivory,induced resistance and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*,29:1 025-1 047.

Van Poecke R. M. P. ,Dicke M. 2002. Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana*: involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway. *Journal of Experimental Botany*,53:1 793-1 799.

Vila L. ,Quilis J. ,Meynard D. ,Breitler J. C. ,Marfa V. ,Murillo I. ,Vassal J. M. ,Messeguer J. ,Guiderdoni E. ,San Segundo B. 2005. Expression of the maize proteinase inhibitor(*mpi*) gene in rice plants enhances resistance against the striped stem borer(*Chilo suppressalis*):effects on larval growth and insect gut proteinases. *Plant Biotechnology Journal*,3:187-202.

Walling L. L. 2000. The myriad plant responses to herbivores. *Journal of Plant Growth Regulation*,19:195-216.

Wang H. ,Hao J. ,Chen X. ,Hao Z. ,Wang X. ,Lou Y. ,Peng Y. ,Guo Z. 2007. Overexpression of rice WRKY89 enhances ultraviolet B tolerance and disease resistance in rice plants. *Plant Molecular Biology*,65:799-815.

Wang J. X. ,Chen Z. L. ,Du J. Z. ,Sun Y. ,Liang A. H. 2005. Novel insect resistance in *Brassica napus* developed by transformation of chitinase and scorpion toxin genes. *Plant Cell Reports*,24:549-555.

Wang R. ,Shen W. B. ,Liu L. L. ,Jiang L. ,Liu Y. Q. ,Su N. ,Wan J. M. 2008. A novel lipoxygenase gene from developing rice seeds confers dual position specificity and responds to wounding and insect attack. *Plant Molecular Biology*,66:401-414.

Wu J. ,Hettenhausen C. ,Meldau S. ,Baldwin I. T. 2007. Herbivory rapidly activates MAPK signaling in attacked and unattacked leaf regions but not between leaves of *Nicotiana attenuata*. *Plant Cell*,19:1 096-1 122.

Wu J. S. ,Wang L. ,Baldwin I. T. 2008. Methyl jasmonate-elicited herbivore resistance: does MeJA function as a signal without being hydrolyzed to JA? *Planta*,227:1 161-1 168.

Yan Z. G. ,Wang C. Z. 2006. Wound-induced green leaf volatiles cause the release of acetylated derivatives and a terpenoid in maize. *Phytochemistry*,67:34-42.

Yarasi B. , Sadumpati V. , Immanni C. P. , Vudem D. R. , Khareedu V. R. 2008. Transgenic rice expressing *Allium sativum* leaf agglutinin (ASAL) exhibits high-level resistance against major sap-sucking pests. *BMC Plant Biology*, 8: 102.

Yoshinaga N. , Aboshi T. , Abe H. , Nishida R. , Alborn H. T. , Tumlinson J. H. , Mori N. 2008. Active role of fatty acid amino acid conjugates in nitrogen metabolism in *Spodoptera litura* larvae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 18 058-18 063.

Yoshinaga N. , Aboshi T. , Ishikawa C. , Fukui M. , Shimoda M. , Nishida R. , Lait C. G. , Tumlinson J. H. , Mori N. 2007. Fatty acid amides, previously identified in caterpillars, found in the cricket *Teleogryllus taiwanemma* and fruit fly *Drosophila melanogaster* larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 33: 1 376-1 381.

You M. K. , Oh S. I. , Ok S. H. , Cho S. K. , Shin H. Y. , Jeung J. U. , Shin J. S. 2007. Identification of putative MAPK kinases in *Oryza minuta* and *O. sativa* responsive to biotic stresses. *Molecules and Cells*, 23: 108-114.

Zhang Y. , Yu Z. L. , Lu Y. X. , Wang Y. , She D. H. , Song M. , Wu Y. J. 2007. Effect of the absence of lipoxygenase isoenzymes on the storage characteristics of rice grains. *Journal of Stored Products Research*, 43: 87-91.

第 9 章

植物与昆虫之间化学和光通讯效应

韩宝瑜[①]

摘　要

昆虫综合运用嗅觉、视觉、味觉和触觉等多种感官觅食、产卵和躲避敌害，编码和组合了化学信息素、色彩和姿态运动诸多来源的资讯，以有效地调节自身行为和面对环境压力。正常植株释放挥发性利他素吸引植食性昆虫，引起它们定向、着陆于植物，刺激其取食和产卵；与此相反，有些植物则释放忌避性挥发物，驱避害虫产卵和取食。遭受虫害的植物可启动各类防御反应，如释放特异性的挥发物即互利素，如水杨酸甲酯、茉莉酸甲酯等酯类和醛类物质，或改变挥发物各组分相对含量，以招募天敌昆虫，从而间接防御害虫。植物体的色彩、形态也吸引昆虫，植株嫩黄绿色彩以及嫩梢的形态尤其吸引趋嫩为害的植食性昆虫。因此，可模拟植物色彩、形态，附着载有强烈吸引害虫的特异植物气味的诱芯，组合成诱捕器，以监测、诱捕防治害虫；也可模拟天敌昆虫喜爱的植物色彩、形态，附着载有强烈吸引天敌的互利素的诱芯，组合成诱集器，以指引天敌于农田、菜地、果园和茶园高密度的害虫种群中。在查明植物－害虫－天敌通讯机制的基础上，借助于基因工程技术改变植物挥发物组分，可使之释放较多的诱集天敌或驱避害虫的信息物质。

---

① 中国农业科学院茶叶研究所，杭州 310008，E-mail：han-insect@263.net

前言

飞行中的昆虫以视觉发现远方潜在的可供取食、产卵或可以作为庇护场所的植物群落时,会对植物产生定向反应。在逐步接近植物的过程中,昆虫愈来愈浓烈地感受到植物的化学信息、色彩和形态特征,评判植物适合于自身取食和栖息的程度,决定是否靠近或者离开。当昆虫获取的植物理化信息对其适合度较大时,便会着陆于植物表面,用嗅觉、触觉和味觉等器官详细地综合评判植物的适合度,以决定去留。一般情况下,寄主植物是适合于植食性昆虫的,这些昆虫也会留下来取食或藏匿。遭受虫害之后,植物挥发物中的某些组分对植食性昆虫有忌避效应,但其中含有的互利素则引诱天敌昆虫。

一、植物信息物质对昆虫的引诱效应

1. 植物信息物质的基本种类

生长状态的植物不时地释放挥发性化合物,不同物种、同一物种在不同季节甚至于一日之内的白昼和夜晚释放挥发物的种类和浓度都是有区别的,这些化合物多是相对分子质量为 200 ~400 的醇、醛、酯、酸、烃以及杂环类化合物。其中一大类是 C_5、C_6的醇、醛、酯和酸类,组成了绿色植物所具有的气味,称之为“绿叶气味”(green leaf volatiles,GLV)。每种植物释放的绿叶气味组分及各组分相对含量是相对稳定的,亦即组成了每种植物特有的挥发物化学指纹图(chemical fingerprint)。植食性昆虫对绿叶气味很敏感,特定种类的昆虫就是凭借寄主植物特定的绿叶气味化学指纹图寻觅寄主。就某些种类的昆虫而言,植物气味中含有的特殊组分甚至比绿叶气味更具引诱力。比如,十字花科植物释放的烯丙基异硫氰酸酯强烈地引诱蛾、蝶类昆虫,水稻释放的稻酮强烈地吸引三化螟[*Tryporyza incertulas* (Walker)]。有些绿叶气味组分也强烈地引诱特定的昆虫,顺式 -3 -己烯 -1 -醇就强烈地引诱茶蚜(*Toxoptera aurantii* Boyer)。

未受虫害的健康植株释放的引诱害虫的信息化合物也称为利他素,虫害植物释放的引诱天敌的信息化合物通常称为互利素。

2. 植物利他素及其对植食性昆虫的引诱效应

甘蓝类易遭受菜粉蝶(*Pieris rapae* L.)、大菜粉蝶(*Pieris brassicae* L.)和小菜蛾(*Plutella xylostella* L.)的为害。结球甘蓝(*Brassica oleracea capitata* cv. Green Coronet)叶片的挥发物组分含有 α -蒎烯(α -pinene)、β -蒎烯(β -pinene)、香叶烯(myrcene)、桉树脑(1,8 -cineole)、醋酸己酯(*n* -hexyl acetate)、乙酸顺式 -3 -己烯基酯(*cis* -3 -hexen -1 -yl acetate)和二甲基三硫化合物(dimethyl trisulfide)。机械损伤的甘蓝叶片还释放出反式 -2 -己烯醛(*trans* -2 -hexenal)和 1 -甲氧基 -3 -亚甲基 -2 -戊酮(1 -methoxy -3 -methylene -2 -pentanone)。菜粉蝶(或小菜蛾)正在取食的叶片除释放出与机械损伤的甘蓝叶片相同的挥发物之外,菜粉蝶为害叶还释放出 4 -甲基 -3 -戊醛(4 -methyl -3 -pentenal)和烯丙基

异硫氰酸酯(allyl isothiocyanate),小菜蛾为害叶另外释放出烯丙基异硫氰酸酯。这两种害虫停止取食之后叶片所释放出的挥发性组分与机械损伤的相同(Agelopoulos *et al.*, 1994a; 1994b; 1994c)。完整的抱子甘蓝(*Brassica oleracea* L. var. *gemmifera*)释放出21种组分,受菜粉蝶和大菜粉蝶为害后各释放出21和22种组分,也是一些醇、醛、酯、酮和萜烯类(Blaakmeer *et al.*,1994)。研究还表明,以结球甘蓝的2个品种白甘蓝(*Brassica oleracea capitata* L. var. *alba* cv. Langedijker de Waar)和红甘蓝[*Brassica oleracea capitata* L. var. *rubra*(DC.)cv. Langedijker vroege rode]以及旱金莲属植物(*Tropaeolum majus* cv. Mahogeny)为味源植物,大菜粉蝶和菜粉蝶为取食昆虫,分别对完整和虫害植株收集、鉴定了70至80多种挥发物,主要也是醇、醛、酯、酮、硫化物、羧酸类、异硫氰酸酯类和萜烯类等(Geervliet *et al.*,1997)。

异种植物(甘蓝和旱金莲)挥发物的组成差异较大;同种植物的不同品种之间(白甘蓝和红甘蓝)挥发物的组分差异较小。同一种害虫为害的不同种植物的挥发物差异大;同种植物被不同种害虫为害后的挥发物组成差异小。

普通白菜变种[*Brassica campestris chinesis*(L.) Makino. var. *communis* Tsen et Lee]在中国、日本和东南亚等地广泛栽培,其挥发物含有19种组分,其中烯丙基异硫氰酸酯、乙酸顺式-3-己烯酯(*Z*-3-hexenyl acetate)、罗勒烯(3,7-dimethyl-1,3,6-octatriene)、2,5-己二醇(2,5-hexanediol)和青叶醇(*Z*-3-hexen-1-ol)等为主要组分。各组分均能引起EAG反应,其中烯丙基异硫氰酸酯、青叶醇、反式-2-己烯-1-醇、反式-4-己烯-1-醇、异戊酸顺式-3-己烯酯和2,5-己二醇引起的EAG反应较大,且雌蛾对这6种组分的EAG反应值稍大于雄蛾。萜烯类引起的EAG反应较小,雌蛾EAG反应值除了对β-石竹烯稍大于雄蛾外,其余均小于雄蛾;而雌、雄蛾对β-香叶烯的反应稍大(表9.1)(Han *et al.*, 2001)。

风洞试验表明完整白菜挥发物、烯丙基异硫氰酸酯、2,5-己二醇和异戊酸顺式-3-己烯酯显著地引起小菜蛾的定向飞行和着落;完整白菜挥发物活性最强,烯丙基异硫氰酸酯次之。雌蛾对烯丙基异硫氰酸酯的趋向性稍强于雄蛾(表9.2)(Han *et al.*,2001)。因此,完整白菜挥发物引诱力最强,含有的19种组分都能引起EAG反应。其中烯丙基异硫氰酸酯和2,5-己二醇是白菜特异性组分,异戊酸顺式-3-己烯酯是白菜以及甘蓝挥发物中的主要组分,这3种组分含量较大,引诱力较强,是引诱小菜蛾的主要成因。雌、雄蛾对白菜利他素的敏感性有差异。

表9.1 白菜挥发物的组分及其引起小菜蛾的EAG反应

化合物	雌蛾	雄蛾
烯丙基异硫氰酸酯	0.83 ± 0.21	0.76 ± 0.18
青叶醇	2.07 ± 0.25	1.88 ± 0.29
反式-2-己烯-1-醇	1.89 ± 0.20	1.69 ± 0.22

续表

化合物	雌蛾	雄蛾
反式-4-己烯-1-醇	0.81±0.23	0.75±0.18
异戊酸顺式-3-己烯酯	0.80±0.25	0.73±0.16
丙酸顺式-3-己烯酯	0.71±0.29	0.70±0.23
2,5-己二醇	0.60±0.10	0.65±0.11
乙酸顺式-3-己烯酯	0.50±0.08	0.66±0.18
正壬醇	0.25±0.08	0.80±0.18
β-香叶烯	0.74±0.17	0.86±0.21
芳樟醇	0.58±0.20	1.02±0.18
α-石竹烯	0.28±0.09	0.78±0.11
β-石竹烯	0.63±0.19	0.60±0.18
罗勒烯	0.50±0.12	0.66±0.16
香叶醇	0.60±0.22	0.62±0.21
萜烯	0.21±0.18	0.60±0.21
α-蒎烯	0.17±0.02	0.66±0.11
D-柠檬烯	0.34±0.09	1.12±0.15
α-萜品烯	0.42±0.10	0.40±0.10
液体石蜡	0	0

注:单位 mV,重复 10 次。

表 9.2　风洞中白菜挥发物引起小菜蛾定向飞行率和着落率　　单位:%

化合物	起飞		定向飞行		着落	
	雌	雄	雌	雄	雌	雄
完整白菜挥发物	100	100	100	100	75	70
烯丙基异硫氰酸酯	95	95	95	95	50	40
青叶醇	95	95	65	60	35	30
2,5-己二醇	90	95	60	65	30	35
异戊酸顺式-3-己烯酯	95	95	65	60	35	30
乙酸顺式-3-己烯酯	90	90	60	60	30	30
α-萜品烯	60	60	30	30	5	5

有研究表明,对于未交尾的雄蛾,绿叶气味 *Z*-3-hexenyl acetate、*E*-2-hexenal 和 *Z*-3-hexen-1-ol 与小菜蛾性信息素的混合物对 80%~100% 的供试雄蛾有引诱效应,显著高于性信息素。对于已交尾的雄蛾、未交尾的雌蛾,绿叶气味单独或与性信息素混用的效果均很差;但对于已交尾的雌蛾,可对 40%~60% 的

供试雌蛾有引诱效应。在田间，*Z* - 3 - hexenyl acetate 与性信息素按 1∶1 比例组配，与性信息素单独使用相比，对雌蛾的引诱效果提高 60% ~70%，对雄蛾的引诱效果可提高 20% ~30%（Reddy *et al.*，2000a；2000b）。

除了冬季的休眠期，茶树［*Camellia sinensis*（L.）O. Kuntze］叶片一直在释放挥发物，散发着清香。随着节令和栽培管理的推移，形成了春茶香气的浓烈、夏茶香气的馥郁和秋茶香气的清长。即一年四季茶梢释放的香气组分是变化的，挥发物组分的质和量因茶树品种、季节和提取方法不同而有明显差异。在初夏测得刚伸展的正常茶梢（ITS）、机械刺伤茶梢（MPTS）和茶蚜与虫害茶梢（TATSC）挥发物组分及含量如图 9.1 所示（Han and Chen，2002a），顺式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇、反式 - 2 - 己烯醛和芳樟醇是新鲜茶梢的主要组分。触角电生理反应和使用嗅觉仪进行的行为测定表明顺式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇、反式 - 2 - 己烯醛、水杨酸甲酯、正己醇和苯甲醇（benzylalcohol）等组分比较强烈地引诱茶蚜的无翅蚜（Han *et al.*，2005）；EAG 及嗅觉仪行为反应研究还表明顺式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇、水杨酸甲酯、反式 - 2 - 己烯醛、苯甲醇以及 1 - 戊烯 - 3 - 醇和 2 - 戊烯 - 1 - 醇可引起有翅茶蚜比较强烈的反应。因此，茶梢的顺式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇、水杨酸甲酯、正戊醇、正己醇、正己醛、正辛醇、橙花叔醇（nerolidol）、芳樟醇（linalool）和反式 - 2 - 己烯醛等组分比较强烈地引诱茶蚜的有翅蚜。如果模拟茶梢绿叶气味的组成，由 8 种 C_5、C_6 的醇、醛和酯类组成绿叶气味，对有、无翅茶蚜的引诱效应明显强于顺式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇、反式 - 2 - 己烯醛和芳樟醇这 3 个单组分。而采用动态吸附法提取的茶梢挥发物引诱效应又强于模拟的茶梢绿叶气味。绿叶气味是害虫朝茶树定向的重要线索（Han and Han，2007）。

黑刺粉虱［*Aleurocanthus spiniferus*（Quaintance）］是广布于全国茶区的重要害虫。参照 Pettersson（1970）的设计，以无色有机玻璃制成边长 10 cm 四臂嗅觉仪，选用 29 种茶梢挥发物作为味源，以剂量 10^{-6} g/mL、10^{-4} g/mL 和 10^{-2} g/mL 为变量，29 个组分在 2、4 和 6 min 时引诱到味源区的粉虱数为重复，进行方差分析和新复极差测验，发现各组分之间诱到的粉虱数差异显著，混合信息物诱效最强，单组分中 *Z* - 3 - hexen - 1 - ol 引诱力最强。

以 4 种处理方法测得 1 芽 3 叶茶梢挥发物如表 9.3 所示，可见处理方法不同，测得组分及其含量差异也较大（许宁，1999）。茶尺蠖（*Ectropis oblique* Prout）雌、雄蛾对不同碳原子数的饱和直链醇、醛的 EAG 反应值呈抛物线形增减，以 C_6 化合物反应值最大；对醇类化合物的反应值大于对醛类的；同一种化合物引起的雄蛾 EAG 反应值大于引起雌蛾的 EAG 值；绿叶气味引起的 EAG 反应值大于其他组分引起的 EAG 反应值，引起 EAG 值较大的组分为 1 - 戊烯 - 3 - 醇（1 - penten - 3 - ol）、顺式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇（*Z* - 3 - hexen - 1 - ol）、正戊醇、反式 - 2 - 己烯醛（*E* - 2 - hexenal）、正庚醇和香叶醇（geraniol），而水杨酸甲酯和橙花叔醇引起的 EAG 反应值较小。Y 形嗅觉仪中的行为反应表明，当同时提供茶梢挥发物和洁净空气时，茶尺蠖雌、雄成虫显著地选择茶梢挥发物。

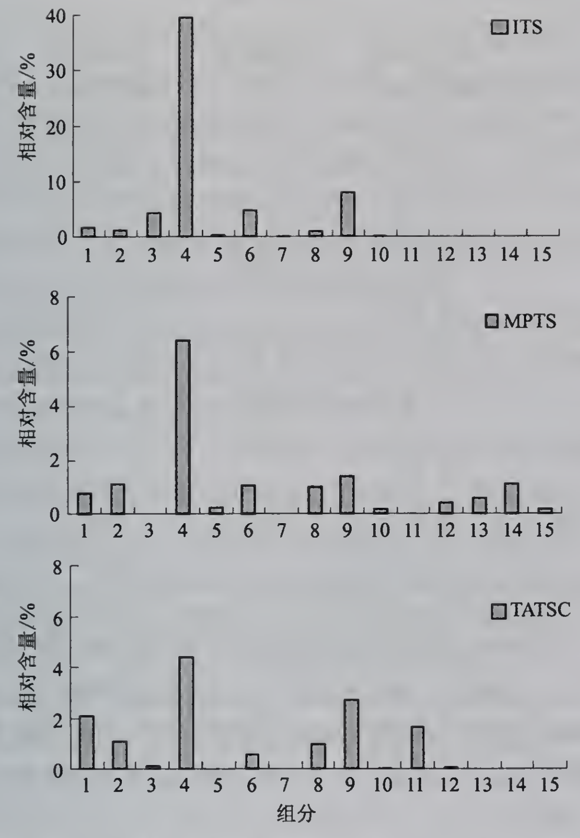


图 9.1　正常茶梢(ITS)、机械刺伤茶梢(MPTS)和茶蚜与虫害茶梢(TATSC)挥发物组分

1. *E*－2－hexenal　2. ocimene　3. *Z*－3－hexenyl acetate　4. *Z*－3－hexen－1－ol　5. butanoic acid, 3－hexenyl ester　6. linalool　7. 1－octanol　8. decanoic acid ethyl ester　9. geraniol　10. indole　11. benzaldehyde　12. *E*－2－hexenoic acid　13. *Z*－3－hexenyl formate　14. methyl salicylate　15. benzyl alcohol

表 9.3　不同处理茶树新梢挥发物的组成和相对含量

组分	水蒸气蒸馏萃取(SDE)	完整新梢(IS)	机械损伤新梢(MDS)	植物－害虫取食复合体(PHC)
n－hexenal		0.001	0.23	0.1
E－2－pentenal		0.13	0.001	0.23
1－penten－3－ol	0.01	0.09	0.001	0.03
E－2－hexenal			0.03	0.02
n－pentanol		0.45	1.46	痕量
Z－2－penten－1－ol	6.78	0.24	5.75	0.62
Z－3－hexen－1－ol	0.86	0.02	0.31	0.04

续表

组分	水蒸气蒸馏萃取(SDE)	完整新梢(IS)	机械损伤新梢(MDS)	植物-害虫取食复合体(PHC)
linalool oxide(f)	0.29		0.05	0.03
heptanol	0.14			
linalool oxide (p)	0.21		0.03	0.001
linalool	3.31	0.05	0.05	0.03
Z-3-hexenyl acetate	0.65			
methylsalicylate	0.2	0.05		0.02
geraniol	0.64	0.001		0.001
phenylacetanitrile	2.42	0.03		痕量
nerolidol	0.53			
dihydroactinidiolide	0.11	0.02	0.02	0.02
indole			0.06	0.07

使用Tenax TA吸附分离鉴定出完整茶梢11种主要挥发物,行为测定表明,茶梢挥发物、顺式-3-己烯-1-醇、反式-2-己烯醛、芳樟醇、香叶醇、罗勒烯和顺式-3-己烯乙酸酯引诱的叶蝉数量分别与洁净空气引诱的叶蝉数量之间的差异达显著水平,吲哚和2,6-二甲基-3,7-辛二烯-2,6-二醇则不具有显著引诱效应(赵冬香等,2002)。

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)的挥发物主要是萜烯类,其中单萜种类最多,且α-蒎烯和β-蒎烯含量约占整个挥发物的80%,其次是含氧化合物等。这些挥发物的释放高峰多数在10:30,少数在1:30;整个变化中有两个低峰期,即13:30和22:30。湿地松中检测到的挥发物组分与马尾松的相似,多数释放高峰在12:00—15:00之间;另一些在6:00;α-蒎烯的释放高峰在3:00,而此时其他挥发性化合物的释放量最低。一定范围内随着温度的升高、湿度的减小,释放量增加(胡永建等,2007)。马尾松毛虫触角电位反应活性与萜烯类单体及等量复配化合物的含量呈正相关,随着含量的升高,其触角电位反应的相对值升高,对水芹烯的EAG反应值最大,其次是β-蒎烯和月桂烯(任琴等,2006)。还有报道从马尾松毛针叶挥发物中鉴定了20个组分,主要是单萜烯、单萜烯醇、单萜烯乙酸酯和倍半萜烯,大多数组分能够引起马尾松毛虫雌、雄蛾明显的EAG活性(赵成华等,1995)。马尾松针针叶气味含有雌蛾定位产卵场所过程中必不可少的挥发物(赵成华和李群,2003)。林间侧柏释放的挥发性成分主要由脂肪族的绿叶成分和单萜烯组成,触角电位研究表明,双条杉天牛[*Semanotus bifasciatus* (Motschulsky)]触角对挥发性绿叶成分正戊醇、正己醇、2-乙基-1-己醇和1-辛烯-3-醇有很强的触角电位反应;对醛类化合物触角电位反应较弱;对单萜烯类化合物香桧烯、

侧柏醇和(-)-柠檬烯有很强的触角电位反应(孔祥波等,2005)。用Y形嗅觉行为测定光肩星天牛对4种槭树挥发物的趋性行为,光肩星天牛[*Anoplophora glabripennis* (Motsch.)]显著地选择复叶槭和五角枫,对华北五角枫有一定程度的趋性,对挪威槭无明显趋性(张风娟等,2006)。因此,认为萜烯类和C_6的醇类对于马尾松毛虫和双条杉天牛朝寄主植物的定向起着重要作用;五角枫、华北五角枫和挪威槭比复叶槭引诱作用差的原因可能与五角枫、华北五角枫中含有驱避光肩星天牛的组分罗勒烯和*E*-2-己烯醇、挪威槭中含有驱避光肩星天牛的组分*E*-1-戊烯-3-醇、反式-2-己烯醇和*E*-香叶基丙酮有关。

不同种类植物释放的挥发性化合物,尤其是其中的绿叶气味和特异性气味化合物,组成其特有的信息物化学指纹图,引诱远距离的植食性害虫朝植物定向。

3. 植物互利素等信息物质对天敌的引诱效应

害虫释放的利他素吸引天敌,尽管量微,但准确及时地指示害虫的位置,即通常所说的害虫利他素可探测性弱而可靠性强;虫害之后,植物释放的气味中含有大量的互利素,在害虫离开后的一段时间内植物还在释放互利素,亦即植物互利素可探测性强而可靠性弱。天敌若能将二者结合起来,就可以比较顺利地找到目标害虫。有时虫害植物还能释放信号物质,比如水杨酸甲酯(MeSA),引起近邻植物产生防御性反应。

菜粉蝶微红绒茧蜂(*Cotesia rubecula* Marshall)是菜粉蝶较专化的寄生蜂,健康结球甘蓝叶片气味不吸引之,而菜粉蝶幼虫、小菜蛾幼虫或者蜗牛为害的结球甘蓝叶片气味对之有引诱效应(Agelopoulos *et al.*, 1994a; 1994b; 1994c)。分析发现健康的、菜粉蝶幼虫为害的、大菜粉蝶为害的孢子甘蓝气味中,前二者均含有21个组分,后者即大菜粉蝶为害后另外释放出顺式-3-己烯基-丁酸酯和顺式-3-己烯基-异戊酸酯,少了水芹烯;并且,三种味源的挥发物之间,己烯乙酯、香叶烯、桧烯(sabinene)和桉树脑的相对量变明显(Blaakmeer *et al.*, 1994)。这就造成菜粉蝶幼虫与结球甘蓝复合体的气味引诱菜粉蝶微红绒茧蜂,菜粉蝶盘绒茧蜂(*Cotesia glomerata* L.)被大菜粉蝶幼虫为害的结球甘蓝气味所吸引(Blaakmeer *et al.*, 1994)。菜蛾绒茧蜂(*Cotesia plutellae* Kurdjumov)是小菜蛾重要的幼虫期寄生蜂,小菜蛾为害后的甘蓝、花椰菜、萝卜叶或者白菜气味对其有显著的引诱效应(杨广等,2004)。当两种蔬菜上寄主密度相同时,该蜂对白菜上小菜蛾幼虫的寄生数量接近甘蓝上的5倍(江丽辉等,2001),小菜蛾为害白菜释放的互利素比菜蛾为害甘蓝释放的互利素引诱和刺激产卵力度更强。

为害前后,挥发物各组分之间的相对含量会发生变化,比如光肩星天牛取食复叶槭前后(李继泉等,2002)。受马尾松毛虫[*Dendrolimus punctatus* (Walker)]为害,被害马尾松针叶释放的挥发性化合物主要包括绿叶挥发物、单萜、含氧单萜及倍半萜四大类物质。蚕饰腹寄蝇[*Blepharipa zebina* (Walker)]雌蝇是马尾松毛虫重要寄生物,对α-蒎烯、β-蒎烯、长叶烯、莰烯、乙酸冰片酯等的EAG反应值较小,对顺式-3-己烯-1-醇、顺式-3-己烯乙酸酯、1-辛烯-3-醇、辛醇、芳樟

醇、柠檬烯、α－萜品烯、壬醛和罗勒烯等的 EAG 反应值较大（徐延熙等，2007）。

茶尺蠖为害茶梢释放较多的 C_5 和 C_6 的醛类，以嗅觉仪进行的行为反应证实醛类、茶尺蠖－茶梢复合体挥发物以及茶尺蠖幼虫口腔分泌物＋机械损伤茶梢挥发物比较强烈地引诱单白绵绒茧蜂（*Apanteles* sp.）（许宁等，1999）。夏季有些茶树品种受茶尺蠖幼虫为害之后，释放较多的水杨酸甲酯和反式－2－己烯醛（韩宝瑜等，未发表资料）。大豆蚜（*Aphis glycines* Matsumura）为害的大豆也释放 MeSA 引诱七星瓢虫等捕食性天敌（Zhu and Park，2005）。假眼小绿叶蝉为害后，茶梢的挥发物组分中 2，6－二甲基－3，7－辛二烯－2，6－二醇（2，6－dimethylocta－3，7－diene－2，6－diol）和吲哚两种成分含量增大，并对白斑猎蛛［*Evarcha albaria*（L. Koch）］具有明显的引诱活性，这两种组分是茶梢被害所形成的特异性化合物（赵冬香等，2002）。我国台湾省台东地区的一些茶区，清心乌龙品种的茶梢受茶小绿叶蝉（*Jocobiasca formosana* Paoli）为害后能够产生丰富的 2，6－二甲基－3，7－辛二烯－2，6－二醇，该组分具有高香，形成台湾乌龙茶珍品"东方美人茶"的特有风味（Cho *et al.*，2007）。研究发现，西湖龙井原产地的假眼小绿叶蝉为害龙井 43 茶树品种，在初夏时节的茶梢挥发物中含有一定量的 2，6－二甲基－3，7－辛二烯－2，6－二醇（韩宝瑜等，未发表资料）。还发现，夏秋时节假眼小绿叶蝉为害的某些龙井品系、鸠坑种、迎霜和福鼎大白茶品种的茶梢，释放出较多的水杨酸甲酯、反式－2－己烯醛和吲哚。比如，对夏季福鼎大白茶挥发物的分析发现，假眼小绿叶蝉为害前、后，挥发物各组分相对含量发生明显变化，水杨酸甲酯、反式－2－己烯醛和吲哚相对于内标的量增大数倍；并且，叶蝉为害之后挥发物各组分相对含量发生改变（图 9.2 和图 9.3）。

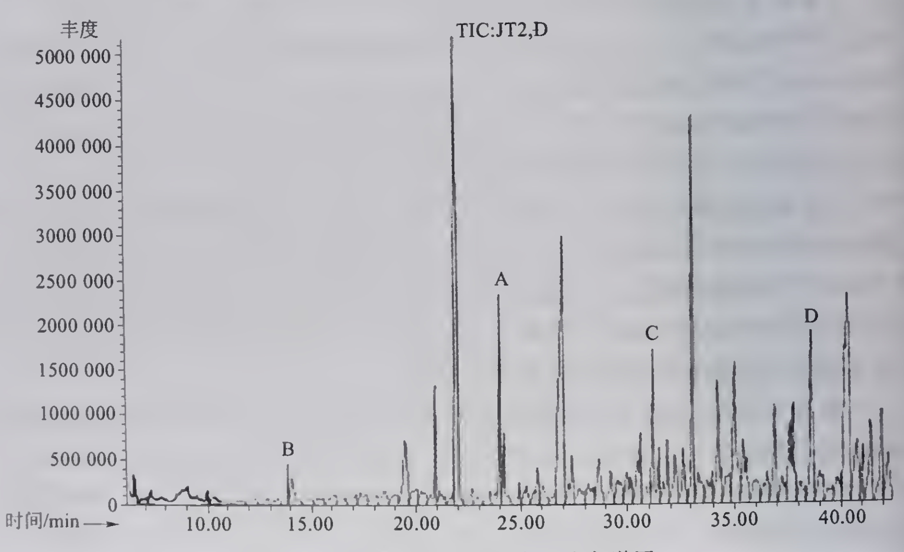


图 9.2　正常茶梢挥发物总离子流色谱图

A. 内标　B. *E*－2－己烯醛　C. 水杨酸甲酯　D. 吲哚

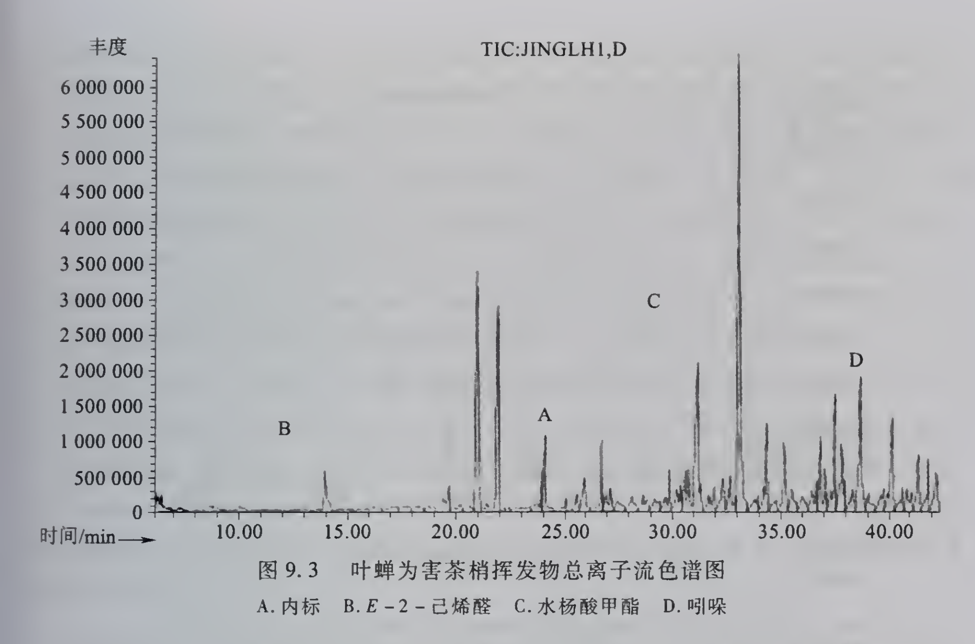


图 9.3　叶蝉为害茶梢挥发物总离子流色谱图

A. 内标　B. *E*－2－己烯醛　C. 水杨酸甲酯　D. 吲哚

室内使用 Y 形嗅觉仪进行的行为测定和田间小试，都表明水杨酸甲酯、反式－2－己烯醛和吲哚单组分及其组合都比较强烈地引诱寄生茶尺蠖幼虫的茶尺蠖绒茧蜂（*Apanteles* spp.）和单白绵绒茧蜂；比较强烈地引诱假眼小绿叶蝉卵寄生蜂叶蝉三棒缨小蜂（*Stethynium empoascae* Subba Rao）和微小裂骨缨小蜂（*Schizophragma parvula* Ogloblin）（韩宝瑜等，2009）。研究表明，拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）经菜青虫（*Pieris rapae*）为害后，释放 MeSA 吸引绒茧蜂（*Cotesia rubecula*）来寄生菜青虫，而损害了水杨酸途径的转基因拟南芥对天敌的引诱作用明显弱于野生型植株（Remco *et al.*，2002）。利马豆叶片经 MeSA 处理及茉莉酸甲酯＋MeSA 处理后，所诱导的挥发性物质在质与量上均与二斑叶螨（*Tetranychus urticae*）取食诱导的挥发性物质相似，含有较多的 MeSA（Ozawa *et al.*，2000），也能够吸引其天敌——塔六点蓟马（*Scolothrips takahashii*）和隐翅甲（*Oligota kashmirica benefica*），当剂量为 0.2 μg 时，效果最佳（Jetske *et al.*，2004；Shimoda *et al.*，2002）。

茶梢受茶蚜（*Toxoptera aurantii* Boyer）刺吸为害之后，挥发物各组分的相对含量明显地改变，苯甲醛含量显著增大（图 9.4）（Han and Chen，2002a）。

以嗅觉仪进行的生物测定和触角电生理研究均表明，中华草蛉（*Chrysopa sinica* Tjeder）、蚜茧蜂（*Aphidius* spp.）和七星瓢虫（*Coccinella septempunctata* L.）对茶蚜气味、茶蚜为害茶梢的挥发物、茶蚜＋蚜害茶梢复合体的挥发物都会产生反应，证明茶蚜气味含有利他素，茶蚜＋蚜害茶梢复合体释放挥发性的互利素；蚜害茶梢互利素和茶蚜利他素间的交互作用增强了天敌对茶蚜＋蚜害茶梢复合体的反应；对这 3 种味源起反应的天敌数量与味源剂量呈 Logistic 曲线关系。正常茶梢、机械损伤茶梢和茶蚜＋蚜害茶梢复合体挥发物组分如图 9.4 所示。在 $10^{-6} \sim 10^{-2}$g/mL

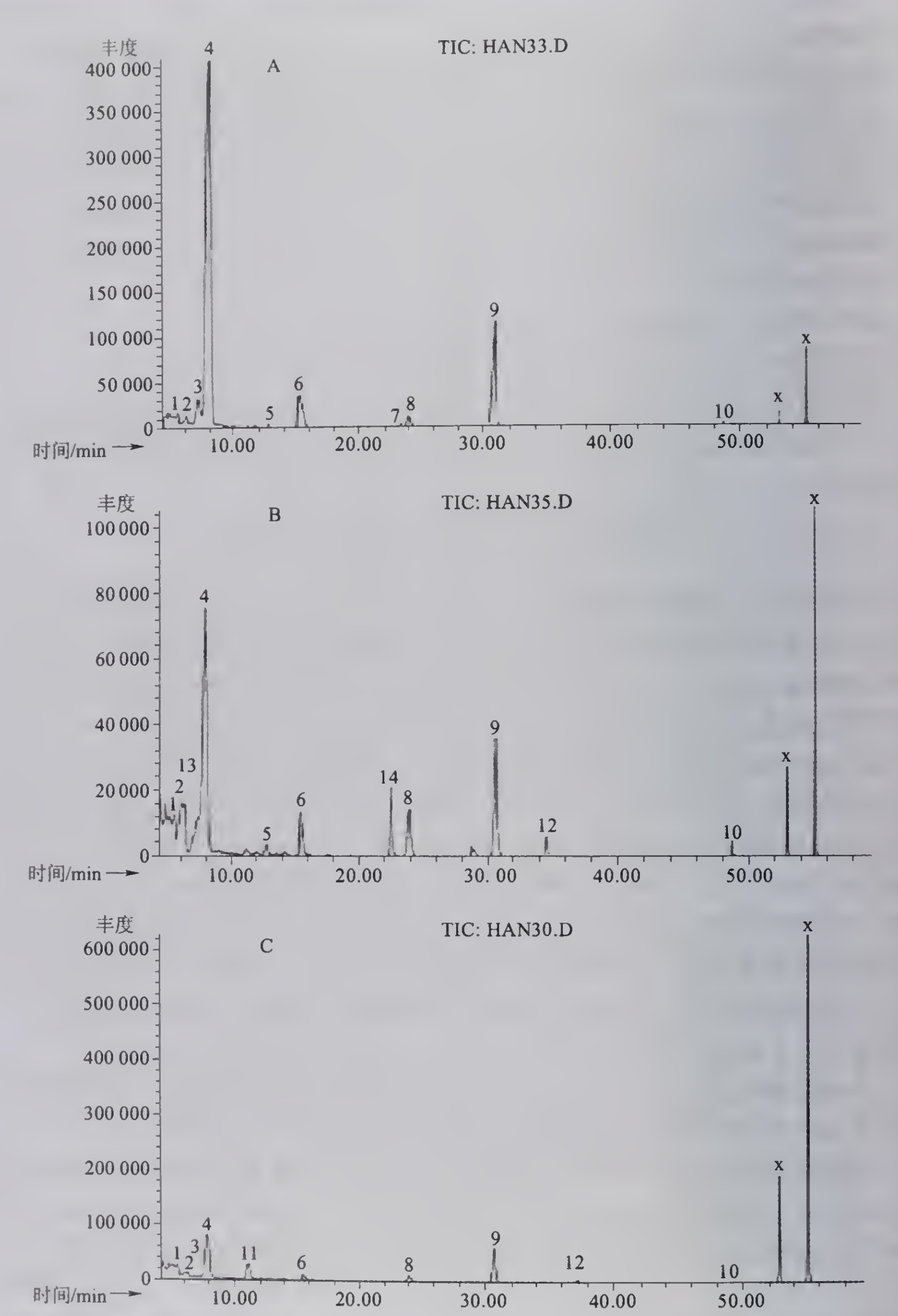


图 9.4　完整茶梢(A) 和针刺茶梢(B)及茶蚜－茶梢复合体(C)挥发物的总离子流色谱图

1. 反式－2－己烯醛　2. 罗勒烯　3. 顺式－3－己烯基乙酸酯　4. 顺式－3－己烯－1－醇　5. 顺式－3－己烯基丁酸酯　6. 芳樟醇　7. 1－辛醇　8. 葵酸乙酯　9. 香叶醇　10. 吲哚　11. 苯甲醛　12. 反式－2－己烯酸　13. 顺式－3－己烯基甲酸酯　14. 水杨酸甲酯

测试范围内，以七星瓢虫、中华草蛉和蚜茧蜂为供试天敌，在嗅觉仪中，苯甲醛产生最强的引诱效应，引出最大的 EAG 反应。供试味源剂量较小时，七星瓢虫比中华草蛉和蚜茧蜂稍敏感。苯甲醛、反式-2-己烯醛、顺式-3-己烯基乙酯的剂量增大时，所引出的各种天敌 EAG 反应值反而减小。当顺式-3-己烯-1-醇、芳樟醇、香叶醇的剂量增大时，中华草蛉和蚜茧蜂的 EAG 反应值增大，但七星瓢虫的 EAG 反应值减小。当吲哚的剂量增大时，七星瓢虫的 EAG 反应值减小，然而，蚜茧蜂的 EAG 反应值增大(Han and Chen, 2002b)。移去茶蚜之后，蚜害之后的茶梢仍在释放挥发物，经鉴定，主要组分为反式-2-己烯醛、罗勒烯、顺式-3-己烯基乙酸酯、顺式-3-己烯-1-醇、芳樟醇、香叶醇、吲哚、苯甲醛、反式-2-己烯酸，苯甲醛含量较大(Han and Chen, 2002c)，与茶蚜+蚜害茶梢复合体释放的挥发物一致(Han and Chen, 2002a)。蚜害茶梢挥发物和苯甲醛可引起大草蛉(*Chrysopa septempunctata* Wesmeal)、蚜茧蜂和异色瓢虫[*Leis axyridis* (Pallas)]较强烈的 EAG 反应(图 9.5)，并在风洞中可引起每种天敌较强烈的逆风飞行和显著的寻觅味源的行为(表 9.4)。

表 9.4　风洞中 3 种蚜虫天敌对 5 种信息物行为反应的差异　　单位:%

味源	大草蛉		蚜茧蜂		异色瓢虫	
	飞行	着陆	飞行	着陆	飞行	着陆
蚜害茶梢挥发物	65 * *	45 *	70 * *	45 *	60 * *	40 *
苯甲醛	55 * *	40 *	60 * *	45 *	55 * *	35 *
吲哚	50 *	35 *	55 * *	45 *	50 *	30
完整茶梢挥发物	40 *	15	55 * *	15	35	10
香叶醇	10	5	20	5	10	0

* 显著水平为 $P<0.05$，* * 显著水平为 $P<0.01$。

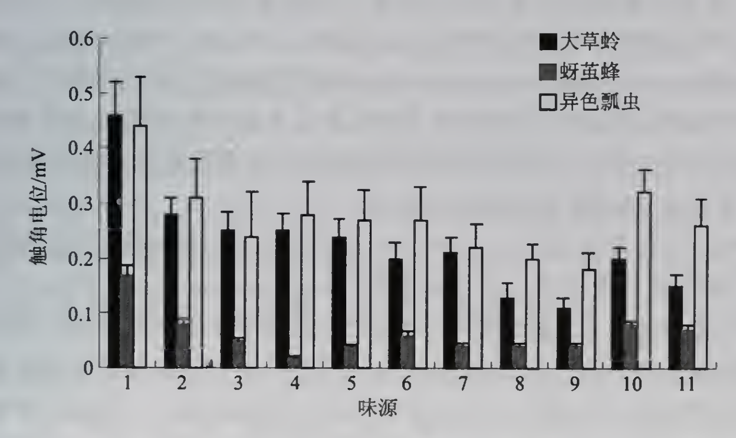


图 9.5　3 种天敌对信息物的 EAG 反应

1. 移去茶蚜的蚜害茶梢挥发物　2. 苯甲醛　3. 反式-2-己烯醛　4. 顺式-3-己烯基乙酸酯　5. 罗勒烯　6. 完整茶梢挥发物　7. 顺式-3-己烯-1-醇　8. 芳樟醇　9. 香叶醇　10. 吲哚　11. 反式-2-己烯酸

异色瓢虫和大草蛉的 EAG 反应大于蚜茧蜂的 EAG 反应；然而，在风洞中异色瓢虫对这些味源的趋向反应稍弱于蚜茧蜂和大草蛉的反应（Han and Chen，2002b）。异色瓢虫有 4 个变种（或变型），即异色瓢虫二斑变型［*L. axyridis*（Pallas）ab. *bimaculata* Hemmelmann］、显现变种［*L. axyridis*（Pallas）ab. *conspicua* Faldermaenn］、显明变种［*L. axyridis*（Pallas）var. *spectabilis* Faldermaenn］和十九斑变种［*L. axyridis*（Pallas）var. *novemdecimpunctata* Faldermaenn］。当供给① 茶蚜、甘蓝蚜和萝卜蚜的两两组合、② 茶蚜 + 蚜害茶梢和正常茶梢、③ 蚜害茶梢和正常茶梢，4 个变种（变型）分别选择茶蚜、茶蚜 + 蚜害茶梢或蚜害茶梢。提供 8 ~ 9 种质量梯度的茶蚜 + 蚜害茶梢、蚜害茶梢和茶蚜做味源，瓢虫对味源趋向率与味源质量呈 Logistic 曲线关系，其中二斑变型、显现变种和十九斑变种对茶蚜的趋向率与蚜数呈左偏的单峰曲线。以显明变种最敏感（韩宝瑜和陈宗懋，2000a）。EAG 剂量反应表明，对于互利素的反应，茶园中的显明变种比显现变种稍敏感（韩宝瑜等，2001），这可能由于前者触角上的化感器数量较多（韩宝瑜等，2000）。

综上所述，健康植株的气味一般不引诱天敌，当其受到虫害后产生防御性反应，改变了某些代谢过程，改变了挥发物各组分的相对含量，或者释放出特异的信息物质，引诱天敌。另一方面，不同种类天敌对害虫利他素和植物互利素的感受性和反应特征具有共性，几种天敌昆虫可能对同一种互利素都有趋向反应，但对同样信息物的嗅觉性能以至于反应阈值存在差异。

除了互利素之外，还有其他植物气味调节天敌行为。对 23 个中国国家级良种茶树的茶花挥发物的检测结果表明，主要组分为苯乙酮、芳樟醇、正己醇、2 - 戊醇、水杨酸甲酯、4 - 甲基 - 2 - 己酮、α - 苯甲醇、顺式 - 芳樟醇氧化物（*cis* - linaloloxide）、乙酸、顺式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇、*S* - 2 - 庚醇和己醛。苯乙酮和芳樟醇占香气总量的 20%。芳樟醇、苯乙酮和橙花醇对蜜蜂和绒茧蜂类以及食蚜蝇有明显的引诱效应，秋季茶花盛开时节常见到这些蜂类在茶丛中飞舞（Han *et al.*，2007）。研究表明，正常茶梢挥发物中的香叶醇对大草蛉（*Chrysopa septempunctata* Wesmael）和门氏食蚜蝇（*Sphaerophoria menthastri* L.）有较强的引诱力，引导两种天敌朝茶蚜定向；茶梢挥发物己醛和正辛醇对这两种天敌也具有较强引诱力，这几种挥发物都是正常茶梢气味组分。茶花香气中的橙花醇对门氏食蚜蝇引诱效应显著，引导食蚜蝇朝茶花定向（韩宝瑜和周成松，2004）。

室内和田间行为测定证实，玉米（*Zea mays* L.）受机械损伤处加以鳞翅目幼虫唾液之后，释放的挥发物排斥玉米缢管蚜［*Rhopalosiphum maidis*（Fitch）］，致飞行中的玉米缢管蚜在玉米上的着落率下降，分析发现挥发物中含有 EBF，即蚜虫报警信息素（*E*）- β - 法尼烯（Bernasconi *et al.*，1998）。有些品种的茶树嫩梢受茶蚜为害后，也会释放较多的 EBF 和苯甲醛，EAG 反应表明，二者对茶蚜有忌避效应；使用四臂嗅觉仪进行的行为测定也表明，蚜害茶梢挥发物驱避有翅或者无翅茶蚜（韩宝瑜等，未发表资料）。所以，除了互利素引诱天敌之外，植物的某些挥发性组分也会强烈地引诱天敌。虫害植物也会释放互利素和其他挥发物排斥害

虫，告知害虫们附近的资源不多了，在资源的利用上存在着竞争，应该向别处寻觅食料和空间；警告害虫附近存在着寄生蜂或捕食者；其中的一些也可能对害虫有害。

生境及其中的信息流具有相对稳定的时空，不同生境的信息流及其载体信息素的组成和效能有别于类似生境中的信息流及信息素的组成和效能。采自茶园、桑园和菜园的异色瓢虫4个变种(型)，对茶蚜为害茶梢气味、萝卜蚜[*Lipaphis erysimi* (Kaltenbach)]为害白菜气味、桑蟥为害桑叶气味有着比较强烈的趋向性，但茶园中的异色瓢虫对茶蚜为害茶梢气味的趋向性强于对其他两种气味的趋向性，桑园异色瓢虫对虫害桑叶气味趋向性最强，菜园异色瓢虫对萝卜蚜为害白菜气味趋向性最强。茶蚜、萝卜蚜的蜜露及其体表的有机溶剂漂洗物均可引起源于茶、桑和菜园异色瓢虫的EAG反应，但茶园异色瓢虫对茶蚜信息物更敏感，菜园异色瓢虫对萝卜蚜的信息物更敏感(韩宝瑜等，2001)，显示了生境与其中信息物质的相关性。生境通过利他素和互利素影响着天敌，可以使天敌感知特定生境中栖息着特定的猎物。

生境中的植物还可通过害虫的代谢产物调节天敌的行为。比如，茶梢氨基酸和糖分的组成与茶蚜蜜露中氨基酸和糖分的组成有相关，茶梢主要糖分在茶蚜蜜露中都检测出了，茶梢茶氨酸含量大，茶蚜蜜露中茶氨酸含量也较大(韩宝瑜和陈宗懋，2000b)。蜜露可以引诱和调控七星瓢虫、异色瓢虫4变种(变型)(韩宝瑜和陈宗懋，2000b；Han and Zhou, 2007)、中华草蛉、蚜茧蜂、大草蛉和门氏食蚜蝇9种(亚种)天敌(Han and Zhou, 2007)，环境温度明显地影响茶蚜蜜露的分泌(Han and Zhou, 2007)。

以盆栽马尾松针叶接种马尾松毛虫，检测该虫株受虫害枝邻近的健康枝针叶挥发物，用未接虫的盆栽的健康马尾松针叶为对照，虫害后1 h多数挥发物相对含量略高于对照，茉莉酸甲酯含量就有所升高；2 h多数挥发物就维持较高水平，茉莉酸甲酯含量显著高于对照；认为虫害松树启动防御系统，诱导邻枝产生抗性反应(胡永建等，2008)。外源茉莉酸或茉莉酸甲酯可以诱导植物产生抗性，对生物群落中的害虫产生抑制效应(Thaler *et al.*, 2001)。斯里兰卡和南印度茶园中则间种少量的诱虫植物，这类植物释放更能引诱害虫的挥发性化合物而招引更多的害虫，以减轻对茶树的为害，近几年斯里兰卡的大型茶场就在示范应用这种间作技术(Gnanapragasam and Sivepalan, 2004)。

二、光和色彩及形态对昆虫的引诱效应

虫体和植物体反射光谱或反射图样是许多昆虫寻找配偶和食物的重要信号，非生物的光信号也会引起某些昆虫行为反应(陈宁生，1990)。昆虫与人的可视范围有些差异。通常，光线是昆虫生活中所必需的，昆虫具有趋光性，昆虫也会有效地利用光和色彩，色彩是物体反射的具有一定波长的可见光波。不适宜波长的光也可以致产卵量下降(蒋月丽等，2008)、为害减轻(何钢等，2003)。黏虫(*Mythim-*

na separates Walker)雌成虫喜欢在黄褐色纸张上产卵,产卵量和产卵次数明显高于在绿色纸张上。雌蛾喜欢产卵的干枯的秸秆的光谱特征和波峰与绿色植物光谱特征和波峰差异显著(尹姣等,2007)。蓝色和蓝绿色会引起寻觅产卵场所的菜粉蝶比较强烈的反应(钦俊德,1987)。20 世纪 50—60 年代,我国就倡导黄板诱蚜。20 世纪 70—80 年代,日本的稻田和茶园中尝试过数种有色黏板对害虫的引诱效应。90 年代以来桑白蚧[*Pseudaulacaspis pentagona* (Targioni)]成灾,致使有些茶园被毁灭,用黄色黏板监测和诱捕成虫(Kaneko *et al.*, 2006)。我国台湾地区茶园 90 年代观测了色板对茶园茶小绿叶蝉(*Jocobiasca formosana* Paoli)、黑刺粉虱和三轮蓟马(*Dendrothrips minowai* Priesner)的诱捕效应,发现黄绿色和黄色对茶小绿叶蝉引诱力最强,黄色黏板对黑刺粉虱和三轮蓟马成虫引诱力强(萧素女,1997)。大陆茶园中的研究也表明,柠檬黄色纸对茶尺蠖 1 龄幼虫有显著引诱力,土黄和黄绿色次之(王勇等,1991)。室内选择性实验表明,琥珀黄诱得的假眼小绿叶蝉数量最多,湖水蓝和宝石绿次之,翠绿、靛青和海青又次之,后三者与琥珀黄的差异显著。茶园中,琥珀黄对叶蝉引诱力最强,湖水蓝次之,宝石绿又次之,宝石绿与琥珀黄的差异显著(赵冬香等,2001)。

为评估色板用于监测和诱捕茶园害虫的可能性,于 10 月份茶园昆虫盛发期在绍兴和杭州分别选有机、无公害茶园,同时使用 10 种黏性色板大面积诱捕茶园昆虫和蜘蛛。在可视光波长较大的范围内选择了 10 种色彩,制成 40 cm ×20 cm 黏胶色板,色空间选用绝对测量方式(L*a*b*色差系统),使用色彩色差计检测色板亮度和色度(表 9.5)。24 h 后,绍兴茶园中 10 种色板共捕获 9 目 53 科 10 800 个昆虫和蜘蛛;72 h 后杭州茶园中捕获 10 目 64 科 21 526 个昆虫和蜘蛛(表 9.6)。10 种色板诱捕力可分为 4 种类型(表 9.6):第 1 种类型,素馨黄和芽绿引诱的昆虫种类多、个体数量大,但多样性指数反而很小,说明二者对多种昆虫都有引诱效应,但是更强烈地引诱某些种类的昆虫,即同翅目昆虫。第 2 种类型,土黄和橘黄也可引诱较多的种类和个体,但引诱力不及第 1 种类型;多样性指数比第 1 类型稍有增大,说明与第 1 类型相比,二者对某些类群(比如同翅目昆虫)特有的引诱力减弱。第 3 种类型是纯白色,捕获的昆虫种类数和个体数居中,但多样性指数最大,其诱捕的多种昆虫的个体数较均匀。第 4 种类型,桃红色是偏向于红色的长波光,墨绿、果绿、湖蓝和天蓝色是偏向于蓝紫色的短波光,5 种色彩对昆虫的引诱效果都弱于白光,诱捕的种数、个体数和多样性指数较小(林金丽等,2009)。

表 9.5　10 种色板的亮度和色度

色板类型	亮度 L	色度坐标 a	色度坐标 b
纯白	91.67	-4.39	4.95
土黄	79.16	-0.27	68.39
果绿	70.94	-37.54	24.78

续表

色板类型	亮度 L	色度坐标 a	色度坐标 b
墨绿	48.24	-33.3	3.85
湖蓝	56.21	-20.62	-32.43
桃红	46.9	58.76	-11.19
橘黄	58.69	35	58.84
天蓝	35.82	22.3	-55
素馨黄	86.3	-11.89	81.14
芽绿	74.54	-47.97	56.81

注:a 数值,"+"表示红成分,"-"表示绿成分;b 数值"+"表示黄成分,"-"表示蓝成分。

表 9.6 10 种色板诱捕的昆虫群落结构分析

颜色	绍兴有机茶园			杭州无公害茶园		
	种数	个体数	多样性指数	种数	个体数	多样性指数
素馨黄	52	2 900	2.171	56	6 215	1.966
芽绿	43	2 621	2.052	56	3 984	2.199
土黄	42	1 601	2.283	52	3 722	1.982
橘黄	36	949	2.375	48	2 448	2.106
纯白	45	643	3.176	50	994	2.957
桃红	39	480	2.772	43	815	2.283
墨绿	28	421	2.523	36	842	2.320
果绿	44	663	2.767	44	1204	2.362
湖蓝	36	270	2.857	48	672	2.532
天蓝	32	252	2.789	45	630	2.266

为验证素馨黄和芽绿对茶园昆虫引诱效应的专化性,在 7 月份茶园各类昆虫盛发时,使用素馨黄、芽绿、橄榄黄绿和雪白黏板,在重庆、浙江和安徽省进行诱捕试验,捕获的绝大多数昆虫为同翅目害虫(表 9.7);害虫很多而天敌极少,害虫与天敌的个体数量差异极显著(表 9.8)。芽绿、橄榄黄绿和素馨黄色板对假眼小绿叶蝉成、若虫和黑刺粉虱成虫的诱效显著大于雪白色板的诱效;从芽绿、橄榄黄绿至素馨黄,绿色色素成分减少、黄色色素成分增多,诱捕的叶蝉数减小而粉虱数增大。可将芽绿、素馨黄色板分别用于叶蝉成、若虫和粉虱成虫的诱捕(向太红等,2007)。

表 9.7　安徽麻姑山三种色板诱捕各类昆虫、蜘蛛及其数量

目名	科名	橄榄黄绿		芽绿		素馨黄	
		种数	个数	种数	个数	种数	个数
同翅目 Homoptera	粉虱科 Aleyrodidae	2	32 145	2	23 027	2	45 612
	叶蝉科 Cicadellidae	2	3 002	2	3 378	3	1 654
	广翅蜡蝉科 Ricaniidae	1	5	1	23	1	4
	沫蝉科 Cercopidae	1	1	1	2	1	1
	蜡蝉科 Fulgoridae	1	1	1	1	1	8
	蚜科 Aphididae	1	18	1	30	1	71
鞘翅目 Coleoptera	瓢甲科 Coccinellidae	6	76	6	54	5	42
	金龟甲科 Scarabaeoidae	2	7	1	3	2	2
	叶甲科 Chrysomelidae	2	11	2	29	2	17
	跳甲科 Halticidae	2	24	2	12	2	32
	隐翅甲科 Staphilidae	1	3	1	1	0	0
	象甲科 Curculionidae	0	0	1	2	1	1
	皮蠹科 Dermestidae	0	0	1	1	0	0
双翅目 Diptera	蚊科 Culicidae	1	146	1	118	1	150
	大蚊科 Tipulidae	1	1	1	3	1	1
	寄蝇科 Tachinidae	4	52	4	58	4	66
	丽蝇科 Calliphoridae	1	2	1	2	1	6
	食蚜蝇科 Syrphidae	1	2	1	2	1	1
	食虫虻科 Asilidae	1	1	0	0	0	0
鳞翅目 Lepidoptera	尺蛾科 Geometridae	1	91	1	63	1	140
	尖翅蛾科 Momphidae	1	177	1	147	1	204
	鹿蛾科 Amatidae	1	2	1	4	1	2
	卷蛾科 Tortricidae	1	8	0	0	2	6
	毒蛾科 Lymantriidae	0	0	0	0	1	2
	粉蝶科 Pieridae	0	0	1	1	1	1
膜翅目 Hymenoptera	小蜂总科 Chalcidoidea	3	87	2	54	2	89
	蚜小蜂科 Aphelinidae	1	3	0	0	0	0
	姬蜂科 Ichneumonidae	1	3	1	5	1	16
	茧蜂科 Braconidae	2	31	3	17	3	33
	小茧蜂科 Braconidae	0	0	0	0	1	6
	蚜茧蜂科 Aphidiidae	1	1	1	4	1	9
	胡蜂科 Vespidae	1	2	0	0	1	1
半翅目 Hemiptera	猎蝽科 Reduviidae	0	0	0	0	1	1
	缘蝽科 Coreidae	0	0	1	4	1	1
	盲蝽科 Miridae	0	0	1	2	0	0

续表

目名	科名	橄榄黄绿		芽绿		素馨黄	
		种数	个数	种数	个数	种数	个数
蜘蛛目 Araneida	圆蛛科 Araneidae	1	1	1	1	1	4
	猫蛛科 Oxyopidae	1	7	1	1	0	0
	蟹蛛科 Thomisidae	0	0	1	1	1	1
	跳蛛科 Salticidae	0	0	2	8	3	12
脉翅目 Neuroptera	草蛉科 Chrysopidae	2	2	1	3	2	5
蜉蝣目 Ephemeroptera	蜉蝣科 Ephemeridae	1	7	1	6	0	0
革翅目 Dermaptera	大尾蠼螋科 Pygidicranidae	0	1	0	0	1	1
蜚蠊目 Blattodea	小蠊科 Chorisonenrldae	0	0	1	2	0	0
合计		48	35 920	51	27 069	56	48 202

注:每种色板都是45块。

表9.8　三种色板诱捕的害虫及天敌昆虫的群落结构分析

地点	色彩	TR	TA	H′	NER	NEA	PR	PA	每板平均害虫数
重庆市郊	雪白	16	2 233	0.41	7	91	9	2 142	89.25 ± 16.72 c
	芽绿	15	3 971	0.32	5	119	10	3 852	160.50 ± 25.68 a
	素馨黄	14	2 906	0.36	6	95	8	2 811	117.13 ± 21.06 b
浙江松阳	雪白	45	988	2.63	31	294	14	694	28.92 ± 5.78 c
	芽绿	47	1 900	2.57	29	401	18	1 499	62.46 ± 11.24 b
	素馨黄	45	3 603	1.95	15	793	30	2 810	117.08 ± 18.73 a

注:TR:总物种数;TA:总个体数;H′:多样性指数;NER:天敌种数;NEA:天敌个数;PR:害虫种数;PA:害虫个数;同列中不同的小写字母表示差异达显著水平,每种色板都是24块。

东方果蝇雌虫明显趋向于形状像橘子的球形红色诱捕器(Cornelius *et al.*, 1999)。有实验表明,室内悬挂尺寸和形态各异的长方体、正方体、球体和类似洋葱的椭球体,释放大批的葱地种蝇成虫时,类似洋葱的椭球体上黏附的种蝇最多。生活在矮小整齐草地中的螳螂(*Mantis religiosa*)通过头部左右摆动形成运动视差而评判目标的形象和距离,生活在灌丛中的螳螂(*Empusa fasciata*)通过头部左右摆动形成的运动视差与头部前后运动形成的组合,来评判目标的形象和距离。两种螳螂依据物体的形态进行评判(Kral and Devetak, 1999)。

三、信息物质和色彩及形态对昆虫的叠加引诱效应

1. 诱捕昆虫

若将塑料茶苗模型上附着安瓿瓶以缓慢释放茶梢挥发物,则比塑料茶苗模型

吸引更多的有翅蚜,而产下更多的无翅蚜,信息物质、色彩和姿态叠加调控昆虫行为(韩宝瑜等,未发表资料)。独居的条蜂(*Epicharis metatarsalis*)以其敏锐的辨识力识别生境中的标识物,配合其对生境中特有气味的识别,而定位其巢穴(Inouye, 2000)。侧沟茧蜂[*Microplitis croceipes*(Cresson)]经过反复受视觉和嗅觉刺激而获取学习的经验,叠加利用两种感觉的效应定位其栖境(Wäckers and Lewis, 1999)。

表 9.9　4 种密度的诱捕器对叶蝉的防效及其差异

每亩诱捕器数	重复	10 月 3 日虫口	10 月 5 日				10 月 9 日			
			虫口	减退率/%	平均减退率/%	校正减退率/%	虫口	减退率/%	平均减退率/%	校正减退率/%
30	1	55	18	67.27			21	61.82		
	2	49	25	48.98	58.02	55.41	32	34.69	53.52	46.75
	3	64	27	57.81			23	64.06		
25	1	81	35	56.79			31	61.73		
	2	58	21	63.79	63.27	60.98	34	41.38	59.58	53.69
	3	78	24	69.23			19	75.64		
20	1	68	40	41.18			36	47.06		
	2	53	22	58.49	56.30	53.58	28	47.17	52.95	46.09
	3	65	20	69.23			23	64.62		
15	1	61	22	63.93			35	42.62		
	2	78	47	39.74	54.16	51.31	35	55.13	42.39	33.99
	3	51	21	58.82			36	29.41		
CK	1	70	65	7.14			61	12.86		
	2	62	58	6.45	5.86		55	11.29	12.72	
	3	50	48	4.00			43	14.00		

国内外茶园中长期试验也证明,仅用有色黏板是不能大面积有效地控制害虫的。菜园、稻田和麦地里也有类似的研究报道。将载有叶蝉信息素诱捕剂(或粉虱信息素诱捕剂)的诱芯附于色板上制成诱捕器,可显著地强化对叶蝉成若虫(或黑刺粉虱成虫)的诱捕效果(韩宝瑜等,2006a)。为评估芽绿色板 + 信息素组成的诱捕器对假眼小绿叶蝉的防效、对害虫类群的捕获效应、对天敌类群的杀伤程度,在绍兴御茶村茶业公司有机茶园试验结果表明:48 h 后,4 种处理对叶蝉的校正防效为 51% ~61%(表 9.9),每亩 25 个诱捕器的处理效果最佳。共捕获 29 科 33 种昆虫和少量蜘蛛,其中绝大多数是叶蝉和蜡蝉等害虫,天敌很少。随着诱捕器密度的加大,捕获的种数和个体数增加,但每亩 25 个诱捕器的处理捕获害虫与天敌数

之比最大(表9.10)。使用信息素诱捕器宜在叶蝉成虫比例较多时进行。2天后的防效在51%~61%,田间大多数叶蝉被捕杀了。该叶蝉多年来依靠化防,以至于有些茶区在叶蝉高峰期3~5天就要喷一次药,而本试验第6天的防效还能达到34%~54%,展示了较好的诱捕效果。

表9.10　不同密度的芽绿色板信息素诱捕器捕获的害虫和天敌个体数及其差异

每亩诱捕器数	个体数	10月5日			10月9日			平均值
		1区	2区	3区	1区	2区	3区	
30	总个体数	334	338	341	322	359	312	334
	天敌	86	78	95	89	63	93	84
	中性昆虫	1	31	6	4	8	24	12
	害虫	247	229	240	229	288	195	238
	害虫/天敌数之比	2.87	2.94	2.53	2.57	4.57	2.10	2.83
25	总个体数	302	259	297	366	276	343	307
	天敌	57	76	49	85	65	59	65
	中性昆虫	13	19	4	15	2	3	9
	害虫	232	164	244	266	209	281	233
	害虫/天敌数之比	4.07	2.16	4.98	3.13	3.22	4.76	3.72
20	总个体数	257	222	282	277	219	309	261
	天敌	56	68	58	67	49	94	65
	中性昆虫	0	8	1	4	4	5	4
	害虫	201	146	223	206	166	210	192
	害虫/天敌数之比	3.59	2.15	3.84	3.07	3.39	2.23	3.05
15	总个体数	206	228	205	283	304	323	258
	天敌	48	54	61	96	64	94	70
	中性昆虫	10	10	6	2	13	4	8
	害虫	148	164	138	185	227	225	181
	害虫/天敌数之比	3.08	3.04	2.26	1.93	3.55	2.39	2.71

一般的,随着诱捕器密度的加大,被捕的昆虫种数和个体数增加。但是,本研究中对叶蝉诱效最佳的处理是每亩25个诱捕器,其次是每亩30个诱捕器,为何有这样的情况呢?可能在诱捕器过于密集的情况下,诱捕器之间产生了干扰,影响了叶蝉对诱捕器定向性。同理,在使用性信息素防治害虫时,通常都是以低浓度性诱剂大量诱捕雄成虫,以高浓度性诱剂干扰雌雄成虫的正常交尾,而施行迷向防治。

尽管诱芯上的叶蝉诱捕剂引诱叶蝉、排斥天敌,但在田间复杂的天气因子、生物因子和农事的影响下,还是有少量的天敌被捕获。但天敌的伤亡是可以减免的,比如每亩25个诱捕器的处理捕获的害虫与天敌数量之比最大,即害虫多而天敌很少。每亩20个诱捕器的处理对叶蝉的诱效以及害虫与天敌数量之比均比25个的稍差,但优于其他处理,也有较好的控制叶蝉的效果。考虑节本降耗的绿色防控原则,建议诱捕器的使用密度为每亩20~25个。

2. 诱集天敌控制害虫

数种互利素或害虫利他素组合可以制成有强烈诱集效应的天敌诱集剂,再与色板组合成天敌诱集器,可以有效地诱集天敌控制害虫。在皖南敬亭山茶场无公害茶园、有机茶园中分别放置6个板状诱集器,每日累积诱捕的茶尺蠖绒茧蜂和单白绵绒茧蜂的数量与天数正相关;有机茶园中绒茧蜂较多,被捕获的个体数也较多(表9.11)(韩宝瑜等,2006b)。将宁波市天赐茶业有限公司一片无公害茶园一分为二,作为诱集区、CK区,中间间隔500 m。每区20个板状诱集器上每日累积诱集的绒茧蜂数量如表9.11所示,二区之间的差异显著。

表9.11 茶尺蠖信息素诱集器诱集的两种绒茧蜂数量

试验地点	诱集器	9月8日	9月9日	9月10日	9月11日	10月15日	10月16日	10月17日
敬亭山无公害茶园*	正面	18	19	27	37			
	反面	7	12	21	25			
	两面	25	31	48	62			
敬亭山有机茶园*	正面	98	173	214	250			
	反面	47	123	137	209			
	两面	145	296	351	459			
天赐诱集区**	正面					45	49	61
	反面					27	38	46
	两面					72	87	107
天赐CK区**	正面					22	27	38
	反面					25	30	34
	两面					47	57	72

注:*设置6个诱集器;**设置20个诱集器。

10月15—17日,连续3日诱集区每色板正、反面每日平均诱集的绒茧蜂分别是2.6±1.5和1.9±1.0头,二者之间的差异显著($n=60$, $P<0.05$;成对数据比较,d检验);CK区每色板正、反面每日平均诱集的绒茧蜂分别是1.5±0.8和1.5±0.7头,二者诱得的绒茧蜂数量相当,d检验表明差异不显著。

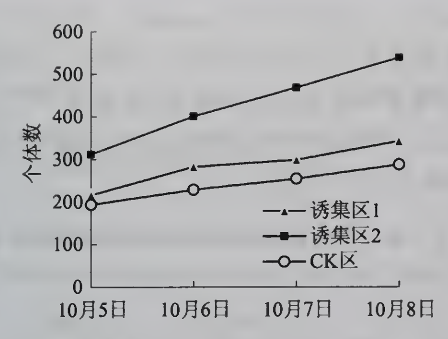


图 9.6　皖南池州市生态示范茶场 2 个诱集区及 CK 区 20 个诱集器诱捕的绒茧蜂

10 月 5—8 日,皖南池州市生态示范茶场诱集区 1、诱集区 2 和 CK 区 20 个诱集器上每日累积绒茧蜂数量如图 9.6 所示,3 者之间的差异极显著($P<0.01$)。诱集区内的黏板上诱捕的绒茧蜂显著地多于 CK 区黏板上诱捕的绒茧蜂(韩宝瑜等,2006b)。

在敬亭山茶场,2004 年 9 月 11 日放置诱集器之时查得诱集区和 CK 区的虫口密度都是 45 头/m^2茶丛,2004 年 10 月 8 日,查得诱集区茶尺蠖虫口校正下降率为 15%。2005 年 5 月 10 日查得诱集区第 1 代茶尺蠖虫口校正下降率为 40%;6 月 8 日诱集区和 CK 区的虫口密度分别是 25 头/m^2茶丛和 27 头/m^2茶丛,同法放诱集器,7 月 4 日查得诱集区虫口校正下降率 45.6%.;7 月 4 日诱集区和 CK 区的虫口密度分别是 11 头/m^2茶丛和 22 头/m^2茶丛,同法放诱集器,8 月 8 日查得诱集区虫口校正下降率为 45.1%。被寄生后的茶尺蠖幼虫生长发育缓慢,食量下降,基本上死于 3 龄,当代使用诱集器,致下代虫口校正下降率为 40% ~50%。2005 年 8 月 27 日、10 月 26 日调查诱集区和对照区,发现诱集区内绒茧蜂个体数量增多、茶尺蠖幼虫虫口减少,物种丰富度增多,多样性指数增大(表 9.12)。

表 9.12　诱集器诱集致绒茧蜂增多和生物多样性增大

调查日期		绒茧蜂个体数	茶尺蠖个体数	物种丰富度	多样性指数
8 月 27 日	诱集区	58	8	32	$H'=3.52$
	CK 区	11	10	21	$H'=2.30$
10 月 26 日	诱集区	248	0	28	$H'=2.76$
	CK 区	139	0	23	$H'=2.38$

有些互利素或者信号分子对天敌是有引诱活性的,在华盛顿葡萄园和蛇麻草园中,将 MeSA 载于黏卡上,发现 MeSA 黏卡区域比无 MeSA 黏卡区域能诱捕大量的草蛉(*Chrysopa nigricornis*)、褐蛉(*Hemerobius* sp.)、齿爪盲蝽(*Deraeocoris brevis*)、食螨瓢虫(*Stethorus punctum picipes*)和小暗色花蝽(*Orius tristicolor*)等多种捕食性

天敌；且食蚜蝇科（Syrphidae）、茧蜂科（Braconidae）、舞虻科（Empididae）和麻蝇科（Sarcophagidae）的个体数显著（James and Price，2004）。在新伟农场群落茶园将载有诱集剂的诱芯与素馨黄黏板组合成诱集器，数量是25个，24 h后检测诱集器对各类天敌的引诱效应。发现诱集器可诱集大量的天敌昆虫和蜘蛛，主要是寄生蜂，正面诱得的个体数稍多（表9.13）。

表9.13　信息素－黄色黏板诱集器对多种茶园天敌的诱集效应

（海南省五指山地区新伟农场，2005年5月中旬）

正反面	天敌科名	种数	个体数	多样性指数 H'
正面	瓢虫科，茧蜂科，食蚜蝇科，小蜂科，猫蛛科，黑卵蜂科，青蜂科，姬蜂科，蚜茧蜂科，螳螂科，蠡蜥科，蚜小蜂科，胡蜂科，跳蛛科，寄生蝇科，狼蛛科，寡节小蜂科	41	寄生性昆虫361 捕食性昆虫25 蜘蛛21	3.82
反面	瓢虫科，茧蜂科，食蚜蝇科，小蜂科，寄生蝇科，黑卵蜂科，姬蜂科，蚜茧蜂科，蚜小蜂科，盲蝽科，虎甲科，寡节小蜂科，巨蟹蛛科，跳蛛科，球腹蛛科，猫蛛科，长腿蛛科	41	寄生性昆虫318 捕食性昆虫36 蜘蛛36	4.16

在中国农业科学院茶叶研究所茶园，3天后查得载有诱集剂的三角形诱集器诱得蚜小蜂21、25、18、30和40头，未载诱集剂的诱得蚜小蜂11、7、6、5和18头，差异显著（$P<0.05$，d检验）。在云南省农业科学院茶叶所自然生长状态的国家茶树品种资源圃（陈宗懋和韩宝瑜，2007），24 h可诱集大量的天敌昆虫和蜘蛛，表现出对天敌较强的引诱效应（表9.14）。长期使用可增大茶园天敌生物多样性，强化自然控制。

表9.14　信息素－色板诱集器对多种茶园天敌的诱集效应

（西双版纳，2005年11月上旬）

诱芯种类	正反面	天敌科名	种数	个体数	多样性指数 H'
天然橡胶（加了诱集剂）	正	小蜂科，黑卵蜂科，寡节小蜂科，食蚜蝇科，寄生蝇科，姬蜂科，茧蜂科，姬猎蝽科，胡蜂科，狼蛛科，跳蛛科	25	寄生性昆虫213 捕食性昆虫16 蜘蛛3	3.61

续表

诱芯种类	正反面	天敌科名	种数	个体数	多样性指数 H'
天然橡胶（加了诱集剂）	反	小蜂科，黑卵蜂科，寡节小蜂科，食蚜蝇科，寄生蝇科，姬蜂科，茧蜂科，姬猎蝽科，瓢虫科，蚜茧蜂科，园蛛科	25	寄生性昆虫 184 捕食性昆虫 19 蜘蛛 2	3.84
硅橡胶（加了诱集剂）	正	小蜂科，寡节小蜂科，食蚜蝇科，寄生蝇科，姬蜂科，茧蜂科，蚜茧蜂科，蚜小蜂科，草蛉科，瓢虫科，跳蛛科	20	寄生性昆虫 341 捕食性昆虫 9 蜘蛛 1	3.26
	反	小蜂科，黑卵蜂科，寡节小蜂科，寄生蝇科，蚜茧蜂科，姬蜂科，茧蜂科，瓢虫科，草蛉科	20	寄生性昆虫 279 捕食性昆虫 6 蜘蛛 0	2.89
天然橡胶（未加诱集剂）	一面	小蜂科，寡节小蜂科，食蚜蝇科，茧蜂科，蚜茧蜂科，姬蜂科，胡蜂科，寄生蝇科，蚁科	18	寄生性昆虫 235 捕食性昆虫 7 蜘蛛 0	2.67
	另一面	食蚜蝇科，寡节小蜂科，蚜茧蜂科，草蛉科，黑卵蜂科，茧蜂科，蚜小蜂科，瓢虫科，姬蜂科	18	寄生性昆虫 175 捕食性昆虫 29 蜘蛛 0	3.19

四、展望

昆虫是综合运用嗅觉、视觉、味觉和触觉等多重感觉寻觅食物、产卵和躲避敌害的（Kotl，1993）。它们组合使用化学信息素、色彩和姿态运动等资讯，有效地调节自身的行为。面对害虫的取食压力，植物启动防御系统，释放互利素吸引天敌，释放信号分子告警邻近的植物产生防御反应，有些植物还会直接产生有毒物质或者弱化害虫活力的物质。在特定的生境内，信息素对其靶标的作用效应是明显的，可以综合运用信息素、色彩和形体姿态等调控害虫或者天敌，比如研制高效诱捕器诱捕害虫，开发高效诱集器诱集天敌制约害虫；部分地减免农药的使用，提高害虫管理的环境质量水平，保证农产品的质量安全。

害虫唾液中的 β－葡糖苷酶（Mattiacci *et al.*，1995）和 volicitin（Turlings *et al.*，2000）等启动子可促发虫害植株释放互利素。近期的一些研究证实害虫为害会激活植物的某些防御基因，经转录和翻译，再合成互利素和其他防御性物质，以抵御害虫。茶叶中的 MeSA 就是茶叶香气中的一个组分，茶园群落中天敌资源丰

富，如果能够育成 MeSA 释放量较大的品种或品系，将会诱来较多的天敌，有利于强化自然控制和无公害茶叶生产。在当今后基因组时代的化学生态学研究，将以酶学和生物工程技术探究信息化合物来源的分子机理或者改造重要信息物的来源途径，将信息素用于作物害虫的无害化治理，减少施药，美化生境。

参考文献

陈宁生. 1990. 视觉通讯//中国农业百科全书昆虫卷编辑委员会. 中国农业百科全书(昆虫卷). 北京：中国农业出版社，362-363.

陈宗懋，韩宝瑜. 2007. 茶园昆虫化学生态学研究回顾与展望. 中国农业科学，40（增刊）：207-212.

韩宝瑜，陈宗懋. 2000a. 异色瓢虫 4 变种成虫对茶和茶蚜气味行为反应. 应用生态学报，11：413-416.

韩宝瑜，陈宗懋. 2000b. 七星瓢虫和异色瓢虫 4 变种成虫对茶蚜蜜露的搜索行为和蜜露的组分分析. 生态学报，20：495-501.

韩宝瑜，陈宗懋，王梅. 2000. 七星瓢虫和异色瓢虫 3 变种成虫触角感器扫描电镜观察. 华东昆虫学报，9：24-28.

韩宝瑜，陈宗懋，张钟宁. 2001. 不同生境异色瓢虫对茶梢互利素和蚜虫利他素 EAG 和行为反应. 生态学报，21：2 131-2 135.

韩宝瑜，董文霞，崔林. 2006a. 茶园假眼小绿叶蝉成若虫和黑刺粉虱成虫诱捕方法. 国家发明专利 ZL200410018062. 1.

韩宝瑜，林金丽，周孝贵，章金明. 2009. 假眼小绿叶蝉卵及卵寄生蜂缨小蜂形态观察和寄生率考评. 安徽农业大学学报，36：13-17.

韩宝瑜，周成松. 2004. 茶梢和茶花主要挥发物对门氏食蚜蝇和大草蛉引诱效应. 应用生态学报，15：623-626.

韩宝瑜，周鹏，付建玉，崔林. 2006b. 昆虫化学信息素诱集绒茧蜂控制茶尺蠖的研究. 茶叶科学，26：72-75.

何钢，唐万成，刘君昂. 2003. 金秋梨吸果夜蛾发生规律及无公害防治技术. 中南林学院学报，23：46-49.

林金丽，韩宝瑜，周孝贵，陈学好. 多种色彩对茶园昆虫的引诱力比较. 生态学报，2009，29(8).

胡永建，任琴，金幼菊，李镇宇，陈华君. 2007. 马尾松（*Pinus massoniana*）、湿地松（*Pinus elliottii*）挥发性化学物质的昼夜节律释放. 生态学报，27：565-570.

胡永建，任琴，李镇宇，金幼菊，陈华君. 2008. 虫害马尾松（*Pinus massoniana* Lamb）邻枝针叶挥发物及其内源茉莉酸甲酯的快速变化. 生态学报，28：5 332-5 337.

江丽辉，王栋，刘树生. 2001. 寄主植物对小菜蛾产卵选择性及菜蛾绒茧蜂寄主选择行为的影响. 浙江大学学报(农业与生命科学版)，27：273-276.

蒋月丽，段云，武予清. 2008. 三种不同波长绿－黄光对甜菜夜蛾产卵生物学的影响. 植物保护学报，35：473-474.

孔祥波，张真，王鸿斌，杨杰，胡玉田. 2005. 侧柏挥发性化学成分的鉴定及其对双条杉天牛的触角电位反应. 林业科学研究，18：260-266.

李继泉，樊慧，金幼菊，陈华君. 2002. 光肩星天牛取食后复叶槭挥发物的释放机制. 北京林业大

学学报，24：170-174.
钦俊德. 1987. 昆虫与植物的关系—论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京：科学出版社，58-136.
萧素女. 1997. 茶园中有色黏纸诱捕害虫之效果调查. 台湾茶业研究汇报，16：51-60.
任琴，胡永建，李镇宇，金幼菊，李海林. 2006. 马尾松毛虫对马尾松挥发性化合物的触角电位反应研究. 河南农业大学学报，40：614-617.
王勇，张汉鹄，邹运鼎. 1991. 彩纸对茶尺蠖幼虫诱集效率的研究. 植物保护学报，18：177-180.
向太红，韩宝瑜，周孝贵. 2007. 四种黏板对茶园昆虫的引诱考查. 茶叶科学，27：253-258.
许宁，陈宗懋，游小清. 1999. 引诱茶尺蠖天敌寄生蜂的茶树挥发物的分离与鉴定. 昆虫学报，42：126-131.
徐延熙，孙绪艮，秦小薇，苏建伟，戈峰. 2007. 被害马尾松（*Pinus massoniana*）针叶挥发性物质的提取、鉴定及蚕饰腹寄蝇（*Blepharipa zebina*）的电生理活性. 生态学报，27：4 403-4 411.
杨广，尤民生，魏辉. 2004. 菜蛾绒茧蜂对几种挥发性物质的定向行为. 植物保护学报，31：109-110.
尹姣，薛银根，乔红波，李克斌，胡毅，曹雅忠. 2007. 黏虫（*Mythimna separates* Walker）选择产卵场所的意义及颜色在定位中的作用. 生态学报，27：2 483-2 489.
张风娟，金幼菊，陈华君，武晓颖. 2006. 光肩星天牛对 4 种不同槭树科寄主植物的选择机制. 生态学报，26：870-877.
赵成华，伍德明，阎云花，李群. 1995. 马尾松针叶中挥发性成分的鉴定及其对马尾松毛虫的触角电位反应. 林业科学，31：125-131.
赵成华，李群. 2003. 马尾松针叶中的挥发物质对马尾松毛虫产卵行为的影响. 林业科学，39：28-30.
赵冬香，陈宗懋，程家安. 2002. 茶树-假眼小绿叶蝉-白斑猎蛛间化学通讯物的分离与活性鉴定. 茶叶科学，22：109-114.
赵冬香，陈宗懋，程家安. 2001. 假眼小绿叶蝉对不同颜色偏嗜性的研究. 茶叶科学，21：78-80.
Agelopoulos N. A., Keller M. A. 1994a. Plant-natural enemy association in the tritrophic system *Cotesia rubecuba* - *Pieris rapae*- Brassicaceae (Cruciferae). Ⅰ. Sources of infochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 20:1 725-1 734.
Agelopoulos N. A., Keller M. A. 1994b. Plant-natural enemy association in the tritrophic system *Cotesia rubecuba-Pieris rapae*- Brassicaceae (Cruciferae). Ⅱ. Preference of *C. rubecula* for landing and searching. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 1 735-1 748.
Agelopoulos N. A., Keller M. A. 1994c. Plant-natural enemy association in the tritrophic system *Cotesia rubecuba-Pieris rapae*- Brassicaceae (Cruciferae). Ⅲ. Collection and identification of plant and frass volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 20:1 955-1 967.
Bernasconi M. L., Turlings T. C. J., Ambrosetti L., Bassetti P., Dorn S. 1998. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87: 133-142.
Blaakmeer A., Geervliet J. B. F., van Loon J. J. A., Posthumus M. A., van Beek T. A., de Groot E. 1994. Comparative headspace analysis of cabbage plants damaged by two species of *Pieris* cater-

pillars: consequences for in-flight host location by *Cotesia*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73: 175-182.

Cho J. Y., Mizutani M., Shimizu B., KinoshitaT., Ogura M., Tokoro K., Lin M. L., Sakata K. 2007. Chemical profiling and gene profiling during the manufacturing process of Taiwan Oolong Tea 'Oriental Beauty'. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 71: 1 476-1 486.

Cornelius M. L., Duan J. J., Messing R. H. 1999. Visual stimuli and the response of female oriental fruit flies (Diptera: Tephtitidae) to fruit-mimicking traps. *Journal of Economical Entomology*, 92: 121-129.

Geervliet J. B. F., Posthumus M. A., Vet L. E. M., Dicke M. 1997. Comparative analysis of head-space volatiles from different caterpillar-infested or uninfested food plants of *Pieris* species. *Journal of Chemical Ecology*, 23: 2 935-2 954.

Gnanapragasam N. C., Sivepalan P. 2004. Eco-friendly management of tea plantations towards sustainability. *International Journal of Tea Science*, 3: 139-146.

Han B. Y., Chen Z. M. 2002a. Composition of the volatiles from intact and mechanically pierced tea aphid-tea shoot complexes and their attraction to natural enemies of the tea aphid. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50: 2 571-2 575.

Han B. Y., Chen Z. M. 2002b. Behavioral and electrophysiological responses of natural enemies to synomones from tea shoots and kairomones from tea aphids, *Toxoptera aurantii*. *Journal of Chemical Ecology*, 28: 2 203-2 219.

Han B. Y., Chen Z. M. 2002c. Composition of the volatiles from intact and tea aphid-damaged tea shoots and their allurement to several natural enemies of the tea aphid. *Journal of Applied Entomology*, 126: 497-500.

Han B. Y., Han B. H. 2007. EAG and behavioral responses of the wingless tea aphid *Toxoptera aurantii* (Homoptera: Aphididae) to tea plant volatiles. *Acta Ecologica Sinica*, 27: 4 485-4 490.

Han B. Y., Zhang Z. N., Fang Y. L. 2001. Electrophysiology and behaviour feedback of diamondback moth, *Plutella xylostella*, to volatile secondary metabolites emitted by Chinese cabbage. *Chinese Science Bulletin*, 46: 2 086-2 088.

Han B. Y., Zhou C. S., Cui L. 2005. Attraction of winged tea aphids to tea plant volatiles measured by olfactometry and electro-antennography. *Tropical Agriculture*(Trinidad), 82: 138-142.

Han B. Y., Zhou C. S. 2007. Rhythm of honeydew excretion by the tea aphid and its attraction to various natural enemies. *Acta Ecologica Sinica*, 27: 3 637-3 643.

Han B. Y., Zhou P., Cui L., Fu J. Y. 2007. Characterization of the key aromatic constituents in tea flowers of elite Chinese tea cultivars. *International Journal of Tea Science*, 6: 31-36.

Inouye B. D. 2000. Use of visual and olfactory cues for individual nest hole recognition by the solitary bee *Epicharis metatarsalis*(Apidae, Anthophorinae). *Journal of Insect Behavior*, 13: 231-238.

James D. G., Price T. S. 2004. Field-testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 1 613-1 628.

Jetske G., De Boer, Marcel D. 2004. The Role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 255-271.

Kaneko S., Ozawa A., Saito T., Tatara A., Katayama H., Doi M. 2006. Relationship between the seasonal prevalence of the predacious coccinellid *Pseudoscymnus hareja* (Coleoptera: Coccinellidae)

and the mulberry scale *Pseudaulacaspis pentagona* (Hemiptera : Diaspididae) in tea fields : Monitoring using sticky traps. *Applied Entomology and Zoology*, 41 : 621-626.

Kotl V. 1993. Physical and chemical factors influncing landing and oviposition by the cabbage root fly on host-plant models. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 66 : 109-118.

Kral K. , Devetak D. 1999. The visual orientation strategies of *Mantis religiosa* and *Empusa fasciata* reflect differences in the structure of their visual surroundings. *Journal of Insect Behavior*, 12 : 737-740.

Mattiacci L. , Dicke M. , Posthumus M. A. 1995. β-glucosidase : an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proceedingd of* the *National Academy of Sciences of USA*, 92 : 2 036-2 040.

Ozawa R. , Arimura-Gen-ichiro, Takabayashi J. , Shimoda T. , Nishioka T. 2000. Involvement of jasmonate- and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induce d volatiles in plants. *Plant and Cell Physiology*, 41 : 391-398.

Pettersson, J. 1970. Studies on *Rhopalosiphum padi* (L.). I. Laboratory studies on olfactometric responses to the winter host *Prunus padus* L. *Lantbrukhoegsk. Ann.* 36 : 381-399.

Reddy G. V. P. , Guerrero A. 2000a. Behavioral responses of the diamondback moth, *Plutella xylostella*, to green leaf volatiles of *Brassica oleracea* subsp. *capitata*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48 : 6 025-6 029.

Reddy G. V. P. , Guerrero A. 2000b. Pheromone-based integrated pest management to control the diamondback moth *Plutella xylostella* in cabbage fields. *Pest Mangement Science*, 56 : 882-888.

Remco M. P. , van Poecke, Marcel D. 2002. Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana* : involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway. *Journal of Experimental Botany*, 53 : 1 793-1 799.

Shimoda T. , Ozawa R. , Arimura Gen-ichiro, Takabayashi J. , Nishioka T. 2002. Olfactory responses of two specialist insect predators of spider mites toward plant volatiles from lima bean leaves induced by jasmonic acid and/or methyl salicylate. *Applied Entomology and Zoology*, 37 : 535-541.

Thaler J. S. , Stout M. J. , Karban R. , uffey S. S. 2001. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. *Ecological Entomology*, 26 : 312-324.

Turlings T. C. J. , Alborn H. T. , Loughrin J. H. , Tumlinson J. H. 2000. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua* : isolation and bioactivity. *Journal of Chemical Ecology*, 26 : 189-201.

Wäckers F. L. , Lewis W. J. 1999. Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Cresson). *Biological Control*, 4 : 105-112.

Zhu J. W. , Park K. C. 2005. Methyl salicylae, a soybean aphid-induced plant volatile attractive to the predator. *Journal of Chemical Ecology*, 31 : 1 733-1 746.

第 10 章

植物化感作用：问题与思考

孔垂华[1]

摘　　要

近年植物化感作用愈来愈受到重视并不断取得进展，但呈现的问题也愈来愈多。主要表现在科学问题不明确，研究思路局限于狭小的范围，未能从植物种间、种内化学作用的高度去探讨植物化感作用的本质，尤其是研究方法和一些概念上的误区往往导致得出一些难以令人信服的结果或结论。为了全面揭示植物化感作用这一自然发生的生态现象，有必要澄清植物化感作用研究中的一些误区，重新审视植物种间、种内的化学相互作用关系。这样不仅能进一步加深对植物化感作用的研究和认知，也可以促进植物化感作用对农林业的持续发展和达到对自然资源的保护。本章从植物化感作用的基本概念入手并结合近年研究的进展和心得，就植物化感作用物质鉴定、迁移转化，植物种间、种内的化学通讯与识别，作物化感品种的抑草机制等方面论述植物化感作用研究中的误区和科学问题，以期“抛砖引玉”引起更多的思考，推动植物化感作用研究迈上新台阶。

---

① 中国农业大学资源与环境学院，北京 100193，E-mail：kongch@ cau. edu. cn

前言

自1974年Rice E. L. 出版Allelopathy专著以来，当代植物化感作用研究已经走过了30多年的历程。毫无疑问，30多年来植物化感作用研究取得了长足的进步，国际植物化感作用学会（International Allelopathy Society，IAS）也于1996年建立，并组织召开了五届世界植物化感作用大会（World Congress on Allelopathy），特别是最近10年发表的植物化感作用论文逐年增加（表10.1）。中国内地的植物化感作用研究从无到有，近5年迅速崛起，不仅出版了首部中文的植物化感作用著作（孔垂华和胡飞，2001），而且在国际上发表论文的数量和质量也大幅上升（表10.1）。中国植物保护学会植物化感作用专业委员会也于2005年经国家民政部批准成立，并成功组织了四届中国植物化感作用学术研讨会，研究队伍也不断壮大，呈现出良好的发展态势。

表10.1　最近10年被科学引文数据库（SCI）收录的植物化感作用论文数量

年份	全部期刊（世界含中国）	全部期刊（中国）	Allelopathy J（世界含中国）	Allelopathy J（中国）
1999	75	2	0	0
2000	106	2	9	0
2001	103	3	11	0
2002	122	3	16	1
2003	134	8	17	3
2004	122	12	23	3
2005	164	14	40	11
2006	178	20	32	12
2007	224	35	64	15
2008	249	42	59	20

注：数据分别以主题词allelopathy和主题词allelopathy + 地址China从Web of Science检索所得。

纵观植物化感作用研究进展主要表现在：① 确证植物化感作用是植物种间、种内相互作用一个不容忽视的生态因子，尤其是外来入侵植物干涉本地植物的重要手段之一（Callaway and Aschehoug，2000；Bais *et al.*，2003；Heirro and Callaway，2003）；② 化感作用物质的鉴定及其定量分析成为证明植物化感作用最直接和最基本的手段（Alford *et al.*，2007；Blair *et al.*，2009）；③ 生物和非生物环境因子对植物化感作用的影响，特别是土壤微生物对化感物质的作用得到深入的认识（Inderjit，2005；Kong *et al.*，2008c；2008d）；④ 作物和杂草种间的化感作用，尤其是利用作物化感品种控制杂草及相应的抑草机制在理论和实践两方面都有所突破（Belz，2007；Kong *et al.*，2008b）。然而，当前的国内外植物化感作用研究由于研

究思路和研究方法等误区往往导致许多难以令人信服的研究结果,这些研究不仅引起质疑和争论,而且在一定程度上制约了植物化感作用学科的发展壮大。其实,植物化感作用从一开始就遭到质疑,许多生态学学者对植物化感作用在生态系统中的作用一直存疑(Harper, 1975; Williamson, 1990; Pellissier, 1998)。植物化感作用的研究结果很难在主流学术刊物上发表,即使发表,一些结果不仅没有澄清问题的实质,反而引起更大的困扰和争论。如植物化感作用是促进矢车菊(*Centaurea diffusa*)在北美入侵扩张的重要因素的结果在 Science 上发表(Callaway and Aschehoug, 2000; Bais *et al.*, 2003),虽令植物化感作用研究同行深受鼓舞(Fitter, 2003),但紧跟着就是质疑(Blair *et al.*, 2005; 2006)。这一局面一方面可能是学术观点或看问题的角度差异,但更重要的是研究方法和实验技术不严谨规范导致研究结果和结论不被接受所致。事实上,植物化感作用只是生态系统中的一个因子,其是否起关键作用取决于生态系统中生物和非生物因子的共同作用。

直到现在,真正令人信服的关于植物化感作用研究的结果并不多,对于自然界发现的一种植物抑制或排斥另一种植物现象的解释,一些研究局限于化感作用,一些研究则强调竞争作用,还有一些企图分离竞争和化感作用的研究(Inderjit and delMoral, 1997; Gersani *et al.*, 2001; Lankau, 2008)。竞争是植物通过从环境中获取资源和空间来影响共生植物种,而化感则是植物通过向环境释放化学物质来影响共生植物种,竞争和化感是两个不同却又相互关联的植物种间、种内作用机制。过分强调化感因子在植物种间、种内关系中的作用,并以不恰当的实验设计找出所谓的证据是植物化感作用长期以来不被主流学科认可的主要因素。也许正因为如此,很少有国际权威学术机构和专家对植物化感作用问题进行研究探讨,三年一届的世界植物化感作用大会上鲜见有价值的研究结果报告。近10年植物化感作用发表的论文只是数量上的意义,而且数量的上升与 Allelopathy Journal 刊登论文数增加显著相关(表 10.1),主流学术期刊刊登的植物化感作用论文的状况并没有实质性的改变。另一方面,植物化感作用是化学生态学学科的四大领域(pheromone, allelochemical, chemical communication, allelopathy)之一,但近年植物化感作用在化学生态学学科的地位也在下降,如国际化学生态学学会(International Society of Chemical Ecology, ISCE)在 2008 年举办的第25届年会上不再设立植物化感作用专题,而是设立了植物 - 植物相互作用的化学生态学(chemical ecology of plant-plant interactions)专题。在国内,植物化感作用研究近年来广受关注,在国际上的影响也愈来愈大,但研究水平参差不齐、误区较多,许多研究还停留在 10 多年前的水平。作者 10 多年前在《应用生态学报》上提出了一些植物化感作用研究中应当注意的问题(孔垂华, 1998),虽广为引用,但遗憾的是问题并没有解决。鉴于此,有必要进一步澄清误区,从新的角度和高度全面重新审视植物化感作用,找出植物化感作用研究中的关键科学问题以期突破。

一、什么是植物化感作用

鉴于植物化感作用研究的现状，有必要首先澄清什么是植物化感作用这个最基本的问题。植物化感作用是指一种活或死的植物通过适当的途径向环境释放特定的化学物质从而直接或间接影响邻近或下茬（后续）同种或不同种植物萌发和生长的效应，而且这种效应绝大多数情况下是抑制作用，植物种内发生的抑制常称为自毒作用（autotoxicity）。活的植物种间、种内的化感作用一般发生在共生期间，而死的植物的化感作用主要针对下茬或后续生长的同种或不同种植物。现在的植物化感作用研究也包括植物对微生物，特别是土壤微生物的效应，但很显然不包括植物和昆虫等其他动物种间的化学作用（孔垂华和胡飞，2001；Willis，1985；1994）。

从上述植物化感作用的定义可以清楚地看出，研究植物化感作用至少要明确以下 3 点：

（1）植物化感作用是在共生、伴生或生态相关植物种间、种内自然发生的一种现象。

（2）植物不仅要能生物合成活性物质，而且必须有合适的途径如自然挥发、雨雾淋溶、根系分泌和残株分（降）解等将活性物质释放到环境中。

（3）植物释放的活性物质必须在环境生物和非生物因子的作用下以有效的浓度到达作用的植物或微生物。

如果基于以上三点开展植物化感作用研究，就可以避免许多无意义和令人质疑的结果。既然植物化感作用是在共生、伴生或生态相关植物种间、种内自然发生的现象，那么首先就要选择合适可靠的研究对象或生态系统。对于自然生态系统一定要通过长期观察得到相应的现象，才能选择出生态相关的关键植物种；而对于人工生态系统，一方面是长期形成的作物及其伴生植物种，如水稻与稗草等，另一方面，因为人工生态系统可以人为设定作物的间套作或搭配景观植物，对于这些人工设定的植物虽然均可以预先探讨这些植物种的化感作用，但同样不可脱离所在的生态系统。明确植物化感作用研究的生态相关种非常重要，国内外有许多研究都忽视了这一点，探讨一种植物的化感作用往往任意选择一些其他植物种作生物测定，然后就确定所谓的化感作用，而不考虑这些植物种之间是否存在生态相关性。如胜红蓟（*Ageratum conyzoieds*）是一种旱地生长的化感杂草，对其化感作用的探讨要局限于其能生长的旱地农业生态系统（Kong *et al.*，2004a；2004c），但研究胜红蓟对水稻的化感作用就没有生态相关性，因为旱地生长的胜红蓟与水田中生长的水稻一般并不共生，虽然这一研究结果也能发表（Batish *et al.*，2009），但并不被主流学术期刊所认可，学术价值大打折扣。这种对两个在生态学上完全不相干植物抑制或促进的作用的研究，是植物农药的研究思维，而不是植物化感作用的研究思维，所得结果失去了植物化感作用是生态系统中植物种间、种内相互作用因子这一最基本的意义。值得一提的是，在当前的研究条件下，不少研究利用生物测定导向（bioassay-guided）方法评价筛选活性化感物质（Rimando *et al.*，2001），在这一

过程中往往采用生态不相关的植物种作为生物测定材料，但这只是一种辅助手段，最终必须要通过生态相关种的室内和田间验证。

植物总是要生物合成次生物质的，所以植物体中含有活性物质不是问题，问题是这些物质是否有适当的途径释放出来，只有通过适当的途径释放到环境中的活性物质才是化感物质。毕竟，植物化感作用是与其他植物、微生物种或同种的其他植株间才发生的生态关系。如果不考虑化感物质的释放和作用植物种的生态相关性，那么几乎任何植物的提取液或从植物组织分离的活性物质都可以对其他植物种产生抑制或促进的化感效应，很显然这是荒谬的。植物通过自然挥发、雨雾淋溶、根系分泌和残株分（降）解等途径将化感物质释放到环境中，这些途径有时是单一的，但大多数情况下都是协同的作用。自然挥发和雨雾淋溶两种途径是通过空气为载体在地上部直接影响邻近植物，前者的化感物质可在较大范围扩散，而后者取决于植物地上部植株覆盖的范围，如只限于树冠范围，这两种途径释放的化感物质一般不受环境因子作用发生大的分解转化。根系分泌和残株分（降）解途径是以土壤为载体在地下部直接或间接影响邻近植物，根系分泌途径主要针对共生活体植物的化感作用，而残株分（降）解途径则一般是对下茬或后续生长的同种或不同种植物的化感作用，所谓间接作用是因为这两种途径释放的化感物质往往在土壤生物和非生物因子的作用下发生转化（分解或聚合）。事实上，植物种间、种内的化感作用大多数是通过化感物质在土壤载体中发生的，即使自然挥发和雨雾淋溶两种途径释放的化感物质最终也要进入土壤中发生效应。因此，植物种间、种内通过土壤载体发生的化感作用成为研究的热点和难点。即便如此，在具体的研究中区别一种植物化感物质的释放途径对解决实际问题还是有意义的。如三裂叶豚草（*Ambrosia trifida*）侵入耕作地后严重危害作物生长，三裂叶豚草的化感作用是其危害作物和扩散入侵的重要机制之一。在自然群落中的三裂叶豚草主要通过挥发途径向环境中释放萜烯和萜氧化物影响邻近作物生长发育（Wang *et al.*, 2005）。不仅如此，三裂叶豚草挥发释放的龙脑（borneol）及其衍生物乙酰龙脑（bornyl acetate）等化感物质可以经雨雾淋溶到土壤中而抑制其他植物（王朋等，2008）。但三裂叶豚草根分泌物和侵入麦田当年的土壤对小麦萌发生长并无毒性，只有三裂叶豚草侵入二年以上的麦田土壤才显著地抑制小麦的萌发生长。从三裂叶豚草侵入二年以上的麦田土壤中分离鉴定出两个二萜氧化物[1α - angeloyloxy - carotol 和 1α -（2 - methylbutyroyloxy）- carotol]，这两个二萜氧化物在低浓度[1α - angeloyloxy - carotol, 11.5 μg/g 土壤；1α -（2 - methylbutyroyloxy）- carotol, 16.3 μg/g 土壤]就能抑制小麦的萌发生长，而且它们在三裂叶豚草侵入二年以上的麦田土壤中的含量可达 13.7～43.2 μg/g 土壤（Kong *et al.*, 2007）。这表明三裂叶豚草的二萜氧化物类化感物质不是从根系，而是从三裂叶豚草的残株落叶释放到土壤中的。这样，侵入耕作地的三裂叶豚草则主要通过自然挥发和残株落叶的降解两种途径来影响下茬作物的萌发生长，因此及时清除耕作地中三裂叶豚草的残株落叶可极大地降低三裂叶豚草对小麦等作物的危害。

1α-angeloyloxy-carotol　　　　1α-(2-methylbutyroyloxy)-carotol

综上所述,植物化感作用研究的基本程序是:① 通过观察和实验选择生态相关的植物种;② 确定所选植物能将体内活性物质通过适当的途径释放到环境中;③ 定性、定量分析释放到环境中的化感物质的有效的状态和浓度及其迁移转化;④ 验证有效状态和浓度的化感物质对生态相关植物种的效应。基于此,当发现或怀疑一种植物有化感作用时,应当首先调查这一植物群落周围其他的植物种,并试验群落土壤对伴生或共生植物的萌发和生长效应,以判断土壤的毒性。如有毒性,则用土壤盆栽方法试验植物组织水提取物以及根分泌物对生态相关植物种的效应,随后才是分离鉴定化感物质等一系列的深入研究。那种用植物提取液在培养皿中通过种子萌发实验,连基本的土壤盆栽实验都不做就证明化感作用是不可信的,这样的研究只能是作为预实验,而不可能成为正式的研究结果。但遗憾的是这类研究数十年来一直在进行,这是为什么国内外植物化感作用研究一直在低水平重复的重要原因之一。

二、植物化感作用物质

植物种间、种内的化感作用是以特定的化学物质为媒介而实现的,因此,这些特定的化学物质即所谓的化感物质一直是植物化感作用研究中最基本和最关键的问题(孔垂华和胡飞,2001;Macias *et al.*, 2007)。然而,植物化感物质的分离鉴定又是一项艰难的任务,不仅要像分离鉴定天然有机化合物那样费时费力,而且还要考虑化感物质的生态学意义,但不论如何,化感物质的鉴定都是植物化感作用研究中无法回避的问题。那种以植物提取物来验证化感作用效应甚至探讨化感作用机理的研究是难以得到令人信服的结果的,只有鉴定了结构明确的化感物质,才可以阐明化感物质的生物合成途径、作用机制和对作用植物的生理生化性质的效应,也才可以定量确定化感物质的释放浓度、环境中的迁移转化等一系列重要参数。

对化感物质进行结构鉴定的前提是必须分离纯化得到单一的化合物,分离纯化基本上是用层析方法(chromatography),包括用制备性的高效液相色谱(HPLC)仪器。这里必须指出,现在由于高效液相色谱仪器的普及,往往用单一的液相色谱

峰来确定分离化合物的纯度,这是费钱、费力还不可靠的方法,因为常规的高效液相色谱仪都是以紫外线为检测器的,无紫外吸收的有机物(如植物普遍分布的糖类物质)就不显示 HPLC 峰,但却可能与显示峰的化合物重叠。其实,判断一个化合物纯度的最简单可靠的方法是测定其熔点或沸点,熔程或沸程愈短,纯度愈高。另外,这一方法还可以区别具有相同物理性质的化合物,如两个相同颜色和熔点的化合物,只要两者混合后熔点不变就是同一物质,反之则为不同的物质。分离纯化得到化感物质首先要用高分辨质谱仪(至少万分之一)测定精确的相对分子质量,由此得出分子式,然后再通过高分辨核磁共振(NMR)仪进行一系列的 H、C 和二维谱测定,并辅以红外线谱(IR)官能团的测定,才可以推断出化感物质的准确结构,必要时还要用 X 衍射等方法确定单晶结构(孔垂华和徐效华,2003)。另外,化感物质的结构鉴定不仅是通过大型高分辨的仪器测定,更重要的是对测定的各种光、波和质谱的解析,这需要相当的专业知识和经验,尤其是对一些结构复杂的化感物质更是如此。

由于现代化学分析仪器的进步,现在可以将用于物质分离的色谱和用于结构鉴定的光、波和质谱结合起来。目前已经商品化的联用仪器主要有气相色谱与质谱联用仪(GC－MS 或 GC－MS－MS)和液相色谱与质谱联用仪(LC－MS 或 LC－MS－MS),但色谱与核磁共振等联用仪还未商品化。气相色谱与质谱联用仪主要用于低相对分子质量和易挥发的有机物分离鉴定,而液相色谱与质谱联用仪主要针对高相对分子质量和亲水性不易挥发的有机物的分离鉴定。在植物化感作用研究中,前者可用于挥发途径释放的化感物质,后者用于雨雾淋溶和根分泌途径化感物质的分离鉴定。但需要注意的是,这些联用仪器只是化感物质鉴定的辅助工具,最多只能提供样品中是否含某种类化感物质及其相对含量,而且这些化感物质还必须是前人已经鉴定过的,无法对未知化合物进行分析鉴定。如要真正获取结构准确的化感物质,还必须用层析方法得到单一的物质后再进行结构鉴定。

气相色谱(GC)及其质谱联用仪(GC－MS)是对低相对分子质量和易挥发性有机物进行定性定量分析最成熟的技术手段,用这两种仪器分析研究植物单萜等其他低相对分子质量化感物质是非常有效的(Van Pelt *et al.*, 1998; Seal *et al.*, 2004)。但目前许多研究常常仅用 GC－MS 一种仪器测定样品,然后就以计算机检索质谱数据库给出最大匹配度的物质为结果,这是很不规范的。事实上仅用 GC－MS 一种仪器很难独立鉴定出化学成分,除非将所得成分用已知标准品一一对应确证(Bendimerad *et al.*, 2005)。其实,GC－MS 联用仪中的质谱和单纯 GC 中的 FID(火焰离子检测器)等一样都是一种对色谱峰检测的辅助仪器。在许多情况下,GC－MS 质谱给出最大匹配的物质并不是正确的结果(孔垂华和徐效华,2003)。而且不同的色谱峰,计算机会给出相同的结果,这是在 GC－MS 结果分析时常常遇到的困惑。规范的定量分析应当是分别进行独立的 GC 和 GC－MS 测定,前者给出滞留指数,后者给出相关的化学结构,两者一致的结果才是正确的。

所谓滞留指数,即常称的 Kováts 指数(KI),它是依据 GC 各色谱峰的滞留时间(retention time,RT)和含有不同碳原子的标准烷烃在同一色谱柱条件下的滞留时间,通过下列公式计算所得(Robards *et al.*, 1994):

$$KI = 100Y + 100(Z - Y) \times \frac{RT_x - RT_y}{RT_z - RT_y}$$

Y 和 Z 是两个标准烷烃的碳原子数,RT_x 是待鉴定成分色谱峰的滞留时间,RT_y 和 RT_z 则分别是两个标准烷烃的滞留时间。对一个有机物而言,其滞留指数像其熔点或沸点一样是恒定的,KI 愈小,表明该物质愈易从色谱柱中流出,即最先出现色谱峰。由于绝大多数挥发性有机物都是已知的,它们在各类色谱柱上的滞留指数都已被测定,可通过查阅工具书获取(实测 KI 与工具书的数值应在 ±5 范围内)。有了 KI,再结合 GC - MS 质谱库给出的结构(一般在前 10 个匹配度的化合物中寻找)综合分析,确定结果 (王朋等,2008)。其实,液相色谱与质谱联用仪特别适合植物化感物质的研究 (Kong *et al.*, 2006),只是直到目前为止 LC - MS 还没有像 GC - MS 那样完备的标准分子库,其结果分析基本上完全依赖人工,一定程度上限制了其在植物化感物质分离鉴定上的应用。

目前鉴定的植物化感物质涉及各个有机化合物类型,但最集中的是酚和萜类物质。酚类物质(phenolics)是分子中至少有一个苯环上直接连有羟基的有机物的总称,代表性的是酚酸和黄酮两大系列化合物。酚类物质不仅数量众多,而且在生物和环境中广为分布,特别是酚酸,是植物合成的主要次生物质之一,其聚合体构成自然界第二位的有机物——木质素。长期以来,酚酸一直被作为化感物质进行研究,从水稻、小麦、大豆、黄瓜和几乎其他所有植物的组织、根分泌物和生长的土壤中都检测到酚酸存在(Inderjit, 1996; Wu *et al.*, 2001a; 2001b; Seal *et al.*, 2004),这不奇怪,因为一方面生物合成酚酸是植物的属性,另一方面木质素也降(分)解为酚酸。问题是植物释放或木质素降(分)解为酚酸的浓度是否达到了抑制同种或异种植物的阈值,而酚酸对植物的抑制或促进效应是受浓度控制的(Bertin *et al.*, 2003)。目前大多数以酚酸作为化感物质的研究,都是人为设定的浓度和种类来试验酚酸的化感效应的,很少有研究真正地确定植物根分泌或土壤木质素降(分)解酚酸的真实浓度及其种类。不仅如此,许多研究认为植物产生和释放酚酸类化感物质到土壤中,并长期累积而引起自毒作用。事实上,植物生物合成的酚酸在体内大多聚合转化成木质素,少量游离态的酚酸释放到环境土壤中很快作为微生物的 C 源消耗或在土壤因子的作用下聚合。聚合态酚酸易被土壤胶体吸附,不溶于水,一般不能被植物吸收,因而不对植物产生毒害。对植物起毒害作用的是游离性或水溶性酚酸,而游离性或水溶性酚酸很容易被微生物分解,它们在土壤中不可能发生累积现象 (Jose, 1991; Blum *et al.*, 2000)。如杉木人工林土壤中游离性酚酸的含量在 0.3 μg/g 以下,远远低于酚酸类物质的致毒浓度 (李传涵等,2002)。化感作用是植物长期以来为生存竞争而形成的一种适应机制,是植物对环境适应的一种化学表现形式。这样,一种植物具有化感属性必然在其化感物

质的合成释放上有其特异性,如果大多数植物都以酚酸为化感物质是难以理解的。因此,近年对酚酸作为化感物质的质疑愈来愈大(李传涵等,2002; Olofsdotter *et al.*, 2002; Duke, 2007)。

一些研究认为酚酸是水稻的化感物质,但通过实验证实水稻化感品种释放到稻田中的各种酚酸浓度远远没有达到抑制杂草的阈值(Olofsdotter *et al.*, 2002)。进一步研究发现,就活体水稻根分泌途径而言,释放的酚酸对化感效应几乎没有意义,但水稻植株降(腐)解产生的酚酸在化感作用中占有中心位置,而且水稻植株降(腐)解释放的酚酸种类和浓度与水稻是否为化感品种无关,而与水稻品种木质素的含量和组成有关,稻田中的酚酸主要来源于稻秆中的木质素的降(分)解(表10.2)。目前已证明水稻化感品种释放的化感物质主要是黄酮(5,7,4′-trihydroxy-3′,5′-dimethoxyflavone)、萜内酯(momilactone B)和环己烯酮(3-isopropyl-5-acetoxy-cyclohexene-2-one-1)等非酚酸类物质(Kato-Noguchi and Ino, 2003; 2005; Kong *et al.*, 2004b; 2004d; 2006)。

表 10.2　水稻化感品种和非化感品种秸秆木质素含量及其降解的酚酸

品种	木质素含量/(mg. g^{-1})	降解的酚酸的相对含量/%				
		HBA	HCA	FRA	SRA	VNA
PI312777(化感)	135 ±25a	22.7	44.6	33.1	20.8	13.3
Huagan-1(化感)	116 ±32a	20.8	40.5	30.2	19.9	12.6
Huajingxian(非化感)	127 ±29a	21.6	39.6	31.5	22.3	15.1

注:HBA,对羟基苯甲酸;HCA,对香豆酸;FRA,阿魏酸;SRA,丁香酸; VNA,香草酸。

环己烯酮

萜内酯

黄酮

同样,前期研究一直假定杉木(*Cunninghamia lanceolata*)通过根分泌和凋落物分解途径释放酚酸到土壤中,而且这些酚酸在林地土壤中累积使得连栽土壤中酚酸浓度达到抑制杉木生长发育的阈值,从而产生自毒作用导致杉木人工林生产力

衰退。可是,从未有研究真正地测定杉木人工林地土壤中各种酚酸的含量,并以这些含量为浓度评价对杉木生长的活性,而是人为设定酚酸的浓度(mmol/L 级)测定对杉木生长的毒性(Zhang and Yu,2001;Huang *et al.* , 2000; 2002; Chen *et al.* , 2005)。这样以酚酸为化感物质的研究结果难以解释杉木人工林的自毒效应,也一直受到置疑(李传涵等,2002)。最近通过对大量(2 000 kg)杉木人工林地毒性土壤中活性有机物的定性、定量研究发现,杉木人工林地各类土壤中确实存在各种酚酸(主要的 8 种游离性酚酸分别为对羟基苯甲酸、香草酸、香草醛、阿魏酸、苯甲酸、异香草醛、香豆素和肉桂酸),但这些酚酸在土壤中的浓度范围从最低 0.5 nmol/g(肉桂酸,林地土壤) 到最高 80 nmol/g(对羟基苯甲酸,根际土壤),均远远低于前期人为设定的浓度(低 1 000 倍)。尤其重要的是,这些酚酸在一代杉木林、二代杉木林和天然阔叶林林地土壤中的总浓度没有明显的差异(表 10.3)。以这些酚酸在杉木人工林地土壤中单一和总浓度为基准测定它们对杉木幼苗生长的活性结果表明,这些酚酸的单一及混合体对杉木幼苗均无毒性,反而促进杉木幼苗的生长。由此可以看出,杉木连栽不仅不导致林地土壤中的游离性酚酸累积,而且它们的浓度与天然阔叶林无异。杉木林地土壤中的酚酸浓度不足以达到对杉木幼苗产生毒性的水平。因此,酚酸不是杉木人工林地土壤中的毒性化感物质,导致杉木人工林生产力衰退的关键自毒物质是新颖的环二肽(陈龙池,2009;Kong *et al.* ,2008)。

杉木化感物质环二肽

表 10.3　杉木林地土壤中的酚酸及其浓度　　单位:nmol/g 土壤

酚酸	常绿阔叶林(对照)	一代杉木林	二代杉木林
对羟基苯甲酸	23.35 ±5.65a	50.56 ±5.00b	51.11 ±12.72b
香草醛	16.14 ±0.42ab	15.47 ±1.55a	19.47 ±2.54b
香草酸	28.66 ±3.28a	27.61 ±3.25a	24.13 ±3.64a
阿魏酸	12.95 ±2.69a	6.30 ±1.39b	4.72 ±1.9b
苯甲酸	43.82 ±9.24a	19.23 ±2.97b	17.04 ±4.66b
异香草醛	1.89 ±0.11a	2.37 ±0.20b	2.18 ±0.24ab
香豆素	2.76 ±0.63a	0.95 ±0.40b	0.56 ±0.31b
肉桂酸	0.94 ±0.08a	0.72 ±0.16a	0.46 ±0.12b
总酚酸	130.51 ±20.03a	123.22 ±10.31a	119.68 ±20.25a

萜类物质是对含异戊二烯骨架有机物的总称,依据分子中所含异戊二烯单元数分为单萜、倍半萜、二萜和三萜等。萜类化合物结构各异,种类繁多,绝大多数萜类化合物具有生物活性,其中愈来愈多的萜类化合物被鉴定为化感物质。挥发性

的单萜可以通过空气载体直接显示化感效应，近代植物化感作用关于草地荆棘丛化感抑制圈的研究就是证明了灌木丛周围的裸露土壤是灌木释放的挥发性单萜使得邻近的草本植物种子不能萌发所致(Muller *et al.* , 1964)。值得注意的是，自然挥发的单萜能经雨雾淋溶或者直接被吸附进入土壤中从而也可以发生经土壤载体的化感效应。一般认为，挥发性的单萜类物质易存于空气中但难溶于水，事实上大多数单萜分子不仅具有挥发性，而且在水中都有一定的溶解度，有些单萜在水中的溶解度还很大。对 31 种具有生物活性的单萜的水溶性测定结果表明，虽然烃类单萜在水中的溶解度较低($<35\ \mu g/mL$)，但以酮、醇、醚或醛等形式存在的含氧单萜比烃类单萜溶解度要高 10 ~ 100 倍，最高的可达 6 990 μg/mL，这些单萜的水溶性已经足以让其发挥化感效应(Weidenhamer *et al.* , 1993)。其实，水溶性强的化感物质并不能发挥出优良的效应，真正有效的化感物质是那些既有一定的水溶性，又能在土壤中滞留并有可逆聚合 - 解聚过程的物质。这样，单萜，尤其是含氧单萜的适宜水溶性和分子结构的多样性使其成为一类有效的化感物质(Abrahim *et al.* , 2000; Nishida *et al.* , 2005)。而多萜尤其是含氧多萜类化感物质一直被广泛研究(Lu *et al.* , 1993; Macias *et al.* , 2000;Kato - Noguchi and Ino, 2003; 2005; Kong *et al.* , 2006a)，一些含氧多萜类化感物质已经在进行人工合成研究(Macias *et al.* , 2008)。

最近开始引人注目的化感物质是非蛋白氨基酸及低聚肽类(Rosenthal, 2001; Catalan *et al.* , 2003; Capon *et al.* , 2005)。如从酥油草(*Festuca rubra* L. ssp. *commutata*)根分泌的非蛋白氨基酸类化感物质 *m* - 酪氨酸(Bertin *et al.* , 2007)，杉木根分泌和凋落物分解的环二肽 6 - hydroxy - 1,3 - dimethyl - 8 - nonadecyl - [1, 4] - diazocane - 2,5 - diketone 等(Kong *et al.* , 2008a)。因此，植物化感物质的研究要跳出那些植物普遍合成和分布的酚酸等类物质，寻找出特异性分子，虽然这要花费更多的时间和经费，但这是植物化感作用研究必须面对的问题，只有这样才能接近植物化感作用的本质。

OH
NH_2
HO O
m-酪氨酸

酥油草化感物质非蛋白氨基酸

三、化感物质在环境中的转化迁移

无论何种化感物质一旦释放就必然与环境生物和非生物因子发生相互作用，并在这些作用下要么以有效的浓度到达作用的植物，要么转化成合适状态维持对其他植物种的作用。杂草胜红蓟可以通过向土壤中释放胜红蓟素和黄酮化感物质抑制其他植物种形成胜红蓟群落，其主要化感物质胜红蓟素能够在土壤中转化成两个无活性的二聚体，但这两个胜红蓟素二聚体可以解聚成有活性的胜红蓟素，这样，化感物质胜红蓟素在土壤中存在着一个可逆的二聚化过程(图 10.1)，正是这一聚合和解聚过程的存在，使得胜红蓟素能在土壤中维持有效的作用浓度，从而能持续地显示化感效应(孔垂华等, 2002;Kong *et al.* , 2004c)。

图 10.1　胜红蓟素在土壤中的转化

A. 连二聚胜红蓟素　B. 并二聚胜红蓟素

同样,水稻黄酮类化感物质在水稻化感品种体内大多以无活性的糖苷形式存在,通过根系释放到土壤中(水稻根系只是化感物质的释放通道而不是合成场所)(Kong *et al.*, 2004b)。有趣的是,水稻化感品种体内的各种糖苷黄酮释放到土壤中均很快(半衰期 <2 h)转化变成同一黄酮苷元 5,7,4′-三羟基-3′,5′-二甲氧基黄酮(5,7,4′-trihydroxy-3′,5′-dimethoxyflavone)(Kong *et al.*, 2007a)。这一黄酮苷元在土壤中能持续较长的时间(半衰期 28 h 以上),而对土壤中杂草种子的萌发和生长产生抑制作用(图 10.2)。

图 10.2　水稻黄酮苷类化感物质在土壤中转化成同一黄酮苷元

进一步研究发现,5,4′-二羟基-3′,5′-二甲氧基-7-*O*-β-葡萄糖黄酮在稻田土壤中转化成的苷元 5,7,4′-三羟基-3′,5′-二甲氧基黄酮在微生物的作用下降解成酚酸。而且这一转化过程不仅是在土壤微生物的作用下发生,而且转化的产物对土壤微生物结构群落有显著的影响(Kong *et al.*, 2008c;2008d)。通过稀释平板法和磷脂脂肪酸法(phospholipid fatty acid, PLFA)分别测定了水稻黄酮化感物质及其降解产物对土壤可培养微生物(图 10.3)和整个土壤微生物群落结构(图 10.4)的效应,虽然两种方法所得的数据不完全一致,但均表明水稻化感品种能够通过化感物质的释放而影响土壤微生物,特别是黄酮化感物质能减少土壤真菌种群而其降解产物苯甲酸则诱导土壤细菌的种群。

植物释放的化感物质需要以有效的浓度到达邻近的其他植物才可以显示效

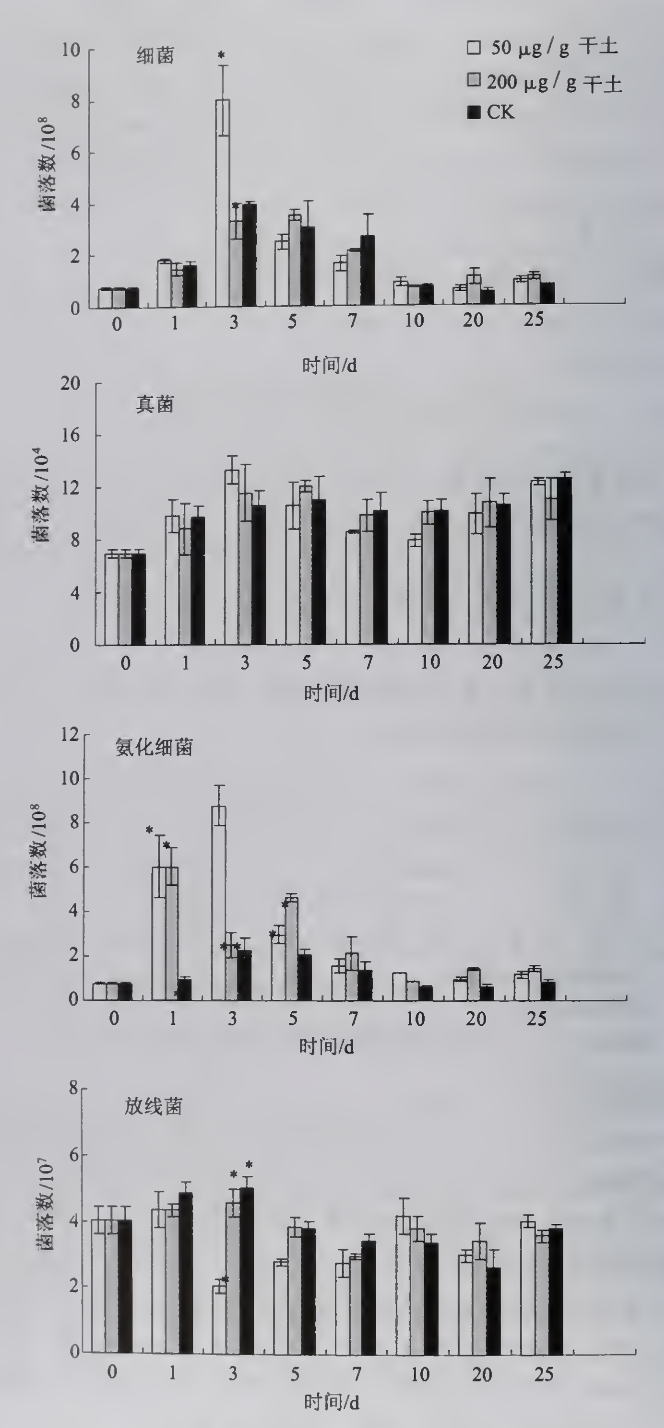


图 10.3　水稻黄酮化感物质对土壤可培养微生物的影响

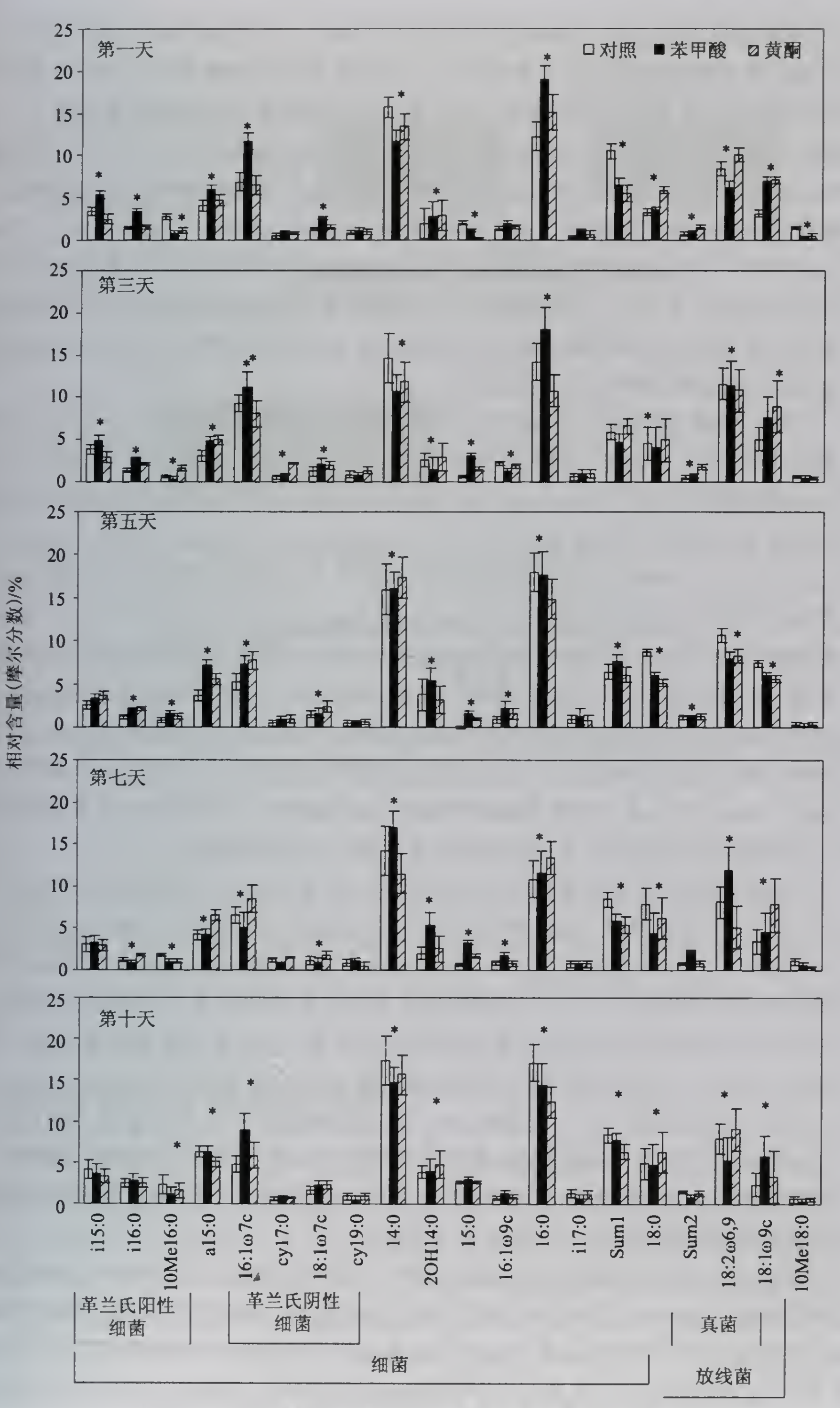


图 10.4　水稻黄酮化感物质对土壤微生物群落结构的影响

应,化感物质的迁移传递只能通过大气、水和土壤。对陆生植物的化感作用而言,空气和土壤是化感物质迁移传递的载体。自然挥发的化感物质可以经空气载体简单地扩散传递,而相对于空气载体,在土壤中的化感物质迁移传递就复杂多了。化感物质一旦进入土壤将不可避免地与土壤生物和非生物因子发生作用,其中滞留、降解或聚合转化、迁移是主要的过程,这些过程直接决定着化感效应。化感物质在土壤中的滞留和转化已被广泛关注和研究(Kobayashi, 2004; Macias *et al.*, 2004; Inderjit,2005),但化感物质在土壤中的迁移还缺乏深入的探讨,主要是受研究方法和手段的局限。事实上,只有那些经过土壤滞留和转化等过程仍然以有效浓度和活性结构迁移到达受体植物的物质才是真正意义上的化感物质。因而,化感物质在土壤中的迁移流动性有重要的意义。

采用土壤薄层层析法、柱淋洗法和原状土柱渗漏法等方法可以研究有机物在土壤中的流动性,尤其是土壤薄层层析法(soil - TLC)是实验室最常用的研究土壤有机物流动性的方法(Ravanel *et al.*,1999)。现在土壤薄层层析法已被广泛用于各种农药在土壤中的迁移流动研究(Christianson and Howatd, 1994; Sanchez - Camazano *et al.*, 1996; Griessbach *et al.*, 1997),但这些研究都需要采用放射性同位素标记的农药分子方可进行(Oppong and Sagar, 1992; Crisanto *et al.*, 1994)。化感物质与农药同为有机化合物,这样也可以利用土壤薄层层析法探讨化感物质在土壤中的迁移流动性,但两者有较大区别,农药是人为施加的静态机械过程,而植物向环境中释放的化感物质却是无法控制的动态过程;尤其是化感物质很难像农药那样进行放射性同位素标记,这给化感物质在土壤中的迁移流动性研究增加了难度。幸运的是,绝大多数化感物质都是抑制植物的,这样可以将土壤薄层层析法与生物测定技术联用来探讨化感物质在土壤中的迁移流动性。

土壤薄层层析法与生物测定技术联用方法简单可操作,将研磨过筛均匀的土壤用去离子水调匀,除去气泡后制备成均匀土壤薄层的玻璃平板,薄板室温风干备用。实验时以土壤薄层板基部 1 cm 处为基线,用毛细管将化感物质溶液(水或有机溶剂溶解化感物质均可)点样线,样点线水或有机溶剂挥发后,用滤纸向薄层板底部引水作为移动相进行层析,薄板保持水平放置,在水展开到薄层板顶部 2 cm 处时停止层析。层析后薄层板立即均匀播种敏感指示植物莴苣(*Lactuca sativa*)的种子,然后在恒定湿度,25℃下培养,24 h 后记录薄层板上莴苣显著受抑制的区域中部距离基线的长度,即化感物质的迁移位置(图 10.5)。用化感物质在薄层板上的迁移距离和溶剂水迁移位置的比值,计算出的比移值 *Rf* 大小就直接反映化感物质在土壤中的迁移流动性(Kong *et al.*, 2007a)。

用这一方法对化感物质胜红蓟素(萜类)、黄酮苷及其苷元和两个代表性酚酸在不同类型土壤中的迁移流动性测定表明,胜红蓟素、黄酮苷及其经土壤作用转化的苷元均在土壤中有很好的迁移性,但酚酸在土壤载体中几乎无法迁移(表 10.4)。这些结果从另一角度进一步证明植物产生释放的酚酸在土壤中难以迁移到达作用的植物,因而不是主要的化感物质(谷岩,2008;Kong *et al.*, 2007a)。

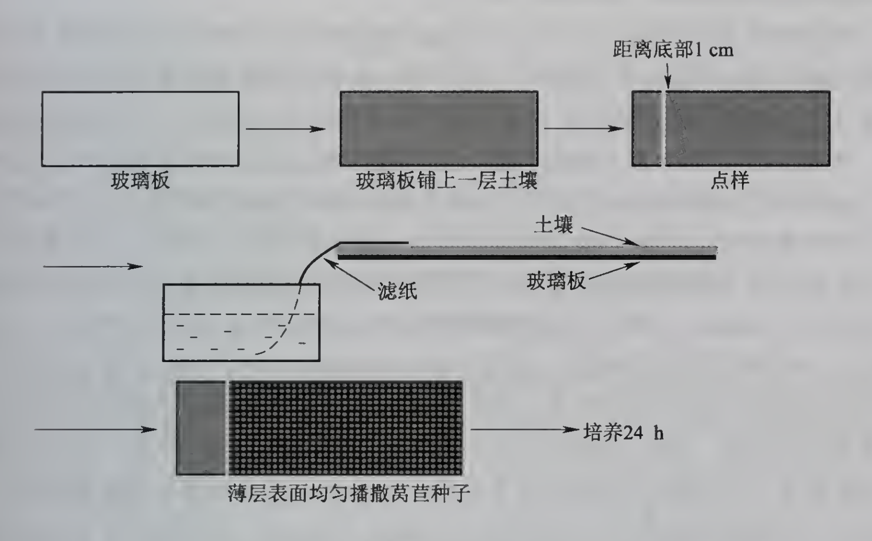


图 10.5　土壤薄层层析联用生测示意图

表 10.4　化感物质在不同土壤中的迁移流动性(Rf)

化感物质	土壤类型				
	黑土	红壤	棕壤	赤红壤	潮土
胜红蓟素	0.129 ±0.014	0.158 ±0.007	0.186 ±0.015	0.217 ±0.007	0.298 ±0.001
黄酮苷*	0.332 ±0.011	0.322 ±0.007	0.426 ±0.008	0.531 ±0.011	0.590 ±0.012
黄酮**	0.293 ±0.011	0.211 ±0.005	0.361 ±0.012	0.318 ±0.004	0.390 ±0.007
阿魏酸	0.032 ±0.020	0.036 ±0.009	0.082 ±0.010	0.124 ±0.012	0.097 ±0.004
对羟基扁桃酸	0.008 ±0.001	0.000 ±0.000	0.013 ±0.002	0.019 ±0.001	0.011 ±0.008

*5,4′-二羟基-3′,5′-二甲氧基-7-*O*-β-葡萄糖黄酮；**5,7,4′-三羟基-3′,5′-二甲氧基黄酮。

四、植物的化学通讯与识别

按前述的植物化感作用研究内容或程序步骤，植物首先是释放化感物质，然后是在环境载体中迁移转化而对邻近的植物产生效应，但这里就产生一个重要的科学问题，植物为什么和在什么条件下合成释放化感物质？化感作用是植物在生长过程中为了应对环境压力而表现出的一种化学适应性，植物不可能无缘无故地合成释放化感物质，只有植物在感知到邻近植物的存在或胁迫时才会利用化感物质应对，即化感植物种首先要识别邻近的植物，然后才是化感物质的合成释放。这样，如果将化感作用局限在单相的植物化学物质释放、迁移转化和对邻近植物萌发和生长的效应是难以阐明这一生态现象的。因此，对植物化感作用的探讨必须全

面理解和认识植物种间、种内的化学作用。

植物种间、种内的化学作用至少包括植物化感作用和植物化学通讯两个方面，植物化感作用的概念已非常明确了，而所谓的植物化学通讯是指同种或异种植物间通过次生物质为媒介的化学信息交流（孔垂华和胡飞，2003），其与植物化感作用一样是通过空气、水或土壤载体进行化学物质的传递而对邻近植物产生化学作用，只是两者作用的效应是不同的，化感作用是抑制其他植物萌发生长，而化学通讯是对其他植物的识别，一般对接收信号的植物是有益的。事实上，化学通讯与识别是生物种间、种内基本信息交流手段，微生物和动物包括人类的化学通讯关系早已被证实（Timothy，1990），但植物种间、种内的化学通讯认识较晚（Farmer，2001）。和动物不同，植物都是一旦萌发就不可能移动生长位置，只能在其繁殖单元周围开始它们的生长发育，而且与其他同种或异种植物共存是植物在生长过程中最普遍的情况。因此，植物必须能够识别它们形形色色的“邻居”，从而产生调整根生物量分布、避免近亲繁殖以及决定是否采用化感作用等化学防御等手段使个体自身及种群从中获益（Callaway and Mahall，2007）。目前还没有证据表明植物具备视觉、听觉、嗅觉和味觉，那么植物之间究竟通过何种方式来进行信息的传递与交流呢？愈来愈多的研究表明，植物可以通过地上茎叶挥发和地下根系分泌化学物质进行种间、种内的化学通讯（孔垂华和胡飞，2003）。事实上，无论是在植物体内还是体外环境，都充满着化学信号物质，通过化学信号分子，植物可以在细胞、器官、个体、居群和群落五个水平进行化学通讯（Smith and Van Staden，1995），尤其是植物细胞和器官间的化学信号转导近年已有较深入的研究（孙大业等，2000）。

植物种间、种内的化学通讯始于20世纪80年代初对糖槭树、枫树和柳树受虫害侵食的研究（Rhoades，1983；Baldwin and Schultz，1983），因为这些树种中的某一棵受到昆虫侵食时，不仅自身，而且邻近树木均会迅速产生抵御伤害的酚类物质。这意味着同种树木之间存在着通过空气载体的化学报警信号的传递，但一直未能确证这种植物在伤害诱导下报警信号的化学物质。直到1990年Farmer和Ryan发现山艾树（*Artemisia tridentate*）折断的枝条和番茄放在一起，番茄叶会产生抵御伤害的蛋白酶抑制剂，进一步研究确证受害的山艾树能产生释放挥发性的茉莉酸甲酯（图10.6），而正是茉莉酸甲酯诱导了番茄叶产生抵御伤害的蛋白酶抑制剂（Farmer and Ryan，1990）。茉莉酸是一种常见的植物次生物质，在植物组织中茉莉酸是细胞间的信号传导物质，但当植物向体外发出信号时，茉莉酸迅速甲基化生成挥发性的茉莉酸甲酯，以便能在空气中传播（Enyedi *et al.*，1992；Baldwin *et al.*，1994）。不仅是受伤害植物释放的茉莉酸甲酯，即使人工施放茉莉酸甲酯，许多健康的植物都会很快响应，并启动相应的化学防御机制（Falkenstein *et al.*，1991；Gundlach *et al.*，1992；Staswich，1992）。这样，茉莉酸甲酯被确证是植物种间和种内的化学通讯物质。

$H_2C{=}CH_2$ 乙烯　　反式-β-罗勒烯　　反式-2-己烯醛

茉莉酸甲酯（$COOCH_3$）　　茉莉酸（$COOH$）　　水杨酸甲酯（$COOCH_3$，OH）

图 10.6　植物化学通讯分子

虽然植物在伤害时产生化学报警信号是植物的主要化学通讯方式，但植物同样可以在非伤害条件下进行化学通讯。如自然的野生烟草叶当生长到接近邻近植株时常停止生长，以避免相互叶冠间对光的竞争，但转基因烟草则不具备这种功能。两者的差异在于野生烟叶接近时双方释放乙烯，而转基因的人工栽培烟草则不能释放乙烯，显示乙烯是烟草之间相互识别交流的化学信号分子（Knoester, 1998；Pierik *et al.*，2003；2004）。这种针对植物个体间在并没有发生伤害前提下的化学通讯称作 allelobiosis（Pettersson *et al.*，2003），allelobiosis 强调在没有受到伤害的植物间通过化学物质发生的相互作用，而且这一相互作用对受体植物而言可能是有益的，受体植物的响应会影响到食物链上其他营养级的个体。

除了茉莉酸及其甲酯和乙烯外，其他的一些挥发性物质也是植物化学通讯的信号分子（图 10.6）。如水杨酸甲酯是野烟草种内化学通讯信号，尤其是在烟草受到病原菌感染情况下（Shulaev *et al.*，1997）。反式－β－罗勒烯在豆科植物的化学通讯中起着重要的作用（Arimura，2000），反式－2－己烯醛及其衍生物是许多树和灌木进行化学通讯的重要分子（Farmer，2001）。但是在目前揭示的植物化学通讯信号分子中，只有茉莉酸甲酯在极低浓度（纳克数量级）和较远的距离就能使植物进行通讯交流。其他的信号分子，如乙烯和水杨酸甲酯等要么需要较大的量，要么不能进行远距离传送（Shonle and Berglson，1995）。

同样，植物种间、种内也通过土壤载体进行化学信号传递。植物庞大的根系分泌大量的化学物质，这些根系分泌的物质中，必然存在一些具有化学通讯功能的信号分子，因而植物通过根系接触和根分泌的化学信号进行通讯识别要容易理解得多。这方面最成功的研究是关于寄生植物对寄主植物的化学识别（胡飞和孔垂华，2003），寄生植物的种子当没有寄主植物出现时，即使在合适的土肥水温条件下数十年也不会萌发。如独脚金（*Striga asiatica*）是寄生于高粱、玉米和甘蔗等作物的危害性杂草，其种子在没有寄主植物出现时可在土壤中休眠达 20 年之久，但寄主高粱、玉米和甘蔗根分泌的氢醌类分子会被独脚金识别而使其迅速萌发（Butler，1995；Smaling *et al.*，1991），而且寄主植物根分泌的氢醌在土壤因子作用下会很快氧化成抑制独脚金和其他种类杂草幼苗光合作用的醌类分子（图 10.7）。

萌发刺激剂（氢醌）　[O]→　生长抑制剂（醌）

图 10.7　禾本科作物寄主对寄生杂草独脚金释放的萌发信号分子

其他的一些根分泌的化学识别物质包括豆科植物根系释放的三羟基黄酮和环黄嘌呤以及棉花根分泌物的倍半萜等(图 10.8)。必须指出的是,植物地上部和地下部的化学通讯是相互关联的,地下根系的化学识别直接决定着地上植物的生长发育。许多共生的植物根系存在着自然接近或排斥等相互识别的功能（Mahall and Callaway, 1991; 1992;1996;de Kroon *et al.*, 2003),一旦植物识别到邻近植物的存在,往往通过根系接近或排斥以及增殖来增强自身的竞争能力（Gersani *et al.*, 2001; Callaway, 2002; de Kroon, 2007)。虽然植物的这种根系识别机制与众多的因素相关,但化学信号分子的作用不可忽视(Smith and Van Staden, 1995)。最近在对同一植物群落中野草莓(*Fragaria vesca*)和常青藤(*Glechoma hederacea*)两种不同植物间相互作用的研究中发现,野草莓根系在靠近常青藤一侧和远离常青藤一侧的生物量一样多,而常青藤的根系生长则尽量避开野草莓的根系。同时野草莓的根系生长被常青藤根系所促进,而常青藤的根系则被野草莓所抑制(Semchenko *et al.*, 2007a; 2007b)。这一研究显示通过减少根系间交叠的根系避开机制能够降低植物间的竞争,而根分泌的化学识别物质很有可能是这一相互作用的媒介。

棉花根释放的倍半萜分子　豆科植物根分泌的三羟基黄酮分子

豆科植物根分泌的环黄嘌呤分子

图 10.8　棉花和豆科植物根分泌的化学识别分子

植物从来都不是孤立存在的，植物个体和种群间必然存在着通讯交流。大多数植物对光、温、水和营养有响应，部分植物对特定化学物质敏感，少数植物对电磁波和触觉有响应，从植物对环境的响应方面看植物也具有类似动物的感官功能。植物能否发出物理信号与其他个体进行通讯交流还未知，但植物通过化学物质的相互识别和报警机制是客观存在的。如果从细菌—真菌—植物—动物—人这一进化顺序来看，似乎生物体的化学通讯功能与进化顺序刚好相反，愈低等的生物体的化学通讯功能愈强。最低等的微生物完全依赖化学通讯，其次是植物，它们的化学通讯以及化学防御手段在维系种群、抵御逆境中占有重要的地位。细菌之所以难以对付，在于细菌能通过产生特定的次生物质进行相互间的化学通讯，引起了同类细菌的大量聚集并形成外界难以逾越的膜。植物之所以不被植食性动物消灭，除了植物能利用光合作用大量生长外，植物面对环境胁迫的化学防御和通讯功能是重要的原因。这是植物(包括微生物)产生和释放种类繁多的次生物质的主要动力之一。相对于物理信号，植物间的化学信号传递速度慢，距离短，而且与信号分子的浓度有关。目前发现最有效的植物化学信号分子茉莉酸甲酯也只能在风力下传播数十米，但对昆虫信息素的研究表明，数个分子浓度和数千米之遥的距离，雌雄昆虫是可以进行化学通讯的。植物能否也产生这样的化学信号分子，目前还不能断定，但可以推测应当与昆虫信息素有较大的差别，因为植物进化的生殖器官主要是雌雄同株或风、虫媒授粉，因而不需化学物质远距离传播，这也是为什么植物的化学通讯主要在胁迫下产生的另一个原因。

植物的化学通讯关系近年引起广泛的关注，植物种间、种内的化学通讯或识别是引人入胜的研究领域，当前国际上这一研究领域愈来愈受到重视并不断取得重要进展，许多方面正处于突破的前夕。目前研究的焦点还在于寻找和鉴定更多的植物以空气和土壤为载体的化学通讯信号分子，对已发现的植物间化学信号物质是某些植物专有还是普遍适用还要深入系统地研究。另外，不可忽视的是植物无论是地上部自然挥发还是地下根部分泌的化学信号并不完全是单一的物质，从昆虫化学信号通讯研究中得知，在空气载体中的化学信号分子大多数不是单一分子，多种分子不同浓度的组合就可以改变传递的信息，单一分子往往是通讯的一个基本单元，大多数情况下并不能传递完整的信息，可以推测植物间的化学通讯也遵循这一准则。最后，在昆虫及动物种内的化学通讯关系中，雌雄交配引起的化学通讯占有重要的地位，虽然植物存在雌雄同株和风、虫媒授粉等机制，但完全排除化学通讯在植物生殖中的作用也是不可取的。因此，植物化学通讯与识别机制的阐明将拓宽对植物种间关系研究的视野。

五、作物化感品种的抑草机制

作物生长总是伴随着杂草，作物与杂草的相互作用关系已延续了数千年，但长期以来，作物与杂草的种间关系研究大多集中在两者对资源及空间的竞争作用，较

少考虑两者之间的生物化学作用关系。直到植物化感作用被重新认识和研究,作物与杂草种间的生物化学作用才引起广泛的关注。由于杂草对作物的危害,前期农业生态系统中的植物化感作用研究一直关注于杂草,但随后发现一些作物的少数品种(即所谓的作物化感品种)也能自身合成、释放化学物质来抑制杂草的萌发生长。这样,近年农业生态系统中的植物化感作用的研究焦点转移到作物的化感作用及其相应的抑草机制上,期望能在种植具有自身抑草功能的作物化感品种的基础上,辅以少量外源化感物质和必要的生态调控和栽培管理措施,实现生态安全条件下的农田杂草控制。

农田杂草总是危害作物的生长,除草是作物生产过程中必不可少的首要措施之一。数十年来,农田杂草控制主要依赖于化学除草剂,大量除草剂的使用不仅使杂草产生抗性,而且也引起药害和环境污染等一系列问题。即使目前开发的抗除草剂的转基因作物成功,也不意味着能减少除草剂的使用,而只是在使用除草剂时可不伤害作物本身。因此,利用作物自身的化感作用控制杂草已成为国内外普遍的共识,但要实现这一目标,必须全面阐明作物化感品种与伴生杂草种间的化学作用关系,揭示作物化感品种的抑草机制。只有这样,才能真正地利用这些机制建立杂草控制新技术。

然而直到目前,作物对杂草的化感作用研究并不能解释作物为什么和在什么条件下合成并释放抑制伴生杂草的化感物质,作物化感品种的抑草机制一直不能阐明。造成这一现状的根本原因是绝大多数研究局限在作物对杂草的化感抑制作用的狭小范围,而未能对作物与杂草种间的生物化学关系进行全面的研究。事实上,化感作用是作物面临杂草胁迫时的一种化学响应,这种化学响应必然是建立在作物能对杂草胁迫感应的基础上。那么作物化感品种是通过什么来感应杂草的胁迫呢?如从上节所述的植物种间的化学通讯与识别的角度来看,作物化感品种可以通过特定的化学物质媒介来感应伴生杂草的胁迫或存在。这样就有理由推测,当杂草出现时,作物化感品种首先是通过对杂草分泌的化学信号感应识别,然后才响应、合成、释放有效的化感物质抑制杂草。因此,作物化感品种与伴生杂草种间的化学作用至少涉及化学识别和化感抑制作用两个方面。只有这样,才能解释作物化感品种为什么能在合适的时间释放有效的化感物质而抑制杂草。要证明这一作物化感品种的抑草机制,首先要选择一个合适的作物化感品种与伴生杂草体系为研究对象,然后鉴定出种间进行信息传递的化学分子。

水稻是重要的粮食作物,稻田中总是有稗草伴生,水稻与稗草已伴生数千年,尤其是少数水稻品种还可以通过合成释放化学物质抑制共生的稗草。这样,水稻化感品种与稗草共生是探讨植物种间化学作用关系很好的研究体系。其实,紫外线、除草剂和重金属等环境因子都能导致水稻化感品种启动相应的化学响应机制(Zhao *et al.*, 2005),特别是水稻化感品种在稗草伴生时能释放高浓度的黄酮、二萜内酯和环己烯酮化感物质到稻田土壤中抑制杂草(Kong *et al.*, 2004d; 2006)。

进一步研究发现，水稻的化感品种能通过稗草分泌的糖醛酸分子感应识别稗草，并及时启动相应的化学响应机制释放抑制稗草的化感物质，而水稻非化感品种则不具有这样的机制(Kong, 2008)。这样，水稻化感品种的抑草机制至少涉及两个密不可分的过程，即首先是水稻与伴生杂草间的化学识别及信息传递，然后才是水稻合成、释放相应的化感物质抑制杂草(图 10.9)。

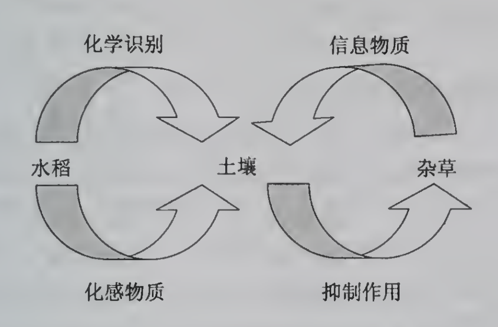


图 10.9　水稻化感品种的抑草机制

水稻化感品种的这种抑草机制是其与稻田杂草长期共存竞争而形成的一种化学适应性，虽然这一机制在作物化感品种和杂草种间关系中的普遍意义有待进一步验证，但这一机制的阐明对建立可持续稻田杂草控制技术具有重要意义。目前的稻田杂草控制，大量的除草剂施入田间，事实上只有很小的剂量起作用，多余的剂量不仅是浪费，也污染了环境。造成这一现状的一个重要原因是我们不能准确地掌握在什么时候投入多少剂量和种类的除草剂，但当杂草发生时，具有化感特性的水稻品种能够识别并知道何时产生和释放多少相应的作用物质从而有针对性地有效抑制杂草。遗憾的是，目前鉴定的水稻化感品种在农艺性状、产量和品质等方面均不适合当今商业种植的要求，培育可商品化的水稻化感品种就成为实现水稻化感作用控制稻田杂草的前提。

早在 30 多年前发现黄瓜的少数品种(系)具有化感抑制杂草的能力时就假设，作物的野生祖先均具有化感特性，只是在人为的驯化过程中绝大多数品种的化感特性被去除，只有少数品种的化感特性被无意识地保留在现代的品种(系)中(Putnam and Duke, 1974; Bertholdsson, 2004)。近期的分子生物学研究表明，作物的化感特性属数量遗传，受多基因控制(Zeng *et al.*, 2003; Khanh *et al.*, 2007)。这样以筛选的作物化感品种(系)为抗原材料和商业品种杂交选育高产和品质优良且抑草的化感新品种是可行的。目前，水稻化感新品种的选育已取得较大进展(孔垂华等, 2002; Chen *et al.*, 2008)，但水稻化感新品种(系)自身并不能完全控制杂草，需要结合必要的栽培和生态管理措施才能有效地实现稻田杂草控制。最近的实验表明(Kong *et al.*, 2008b)，水稻化感新品种结合栽培和生态管理可以控制稻田大多数杂草，只需对少数阔叶类杂草使用除草剂，除草剂用量可减少 50%以上(表 10.5)。

表 10.5　水稻化感品种结合栽培和生态管理减量稻田化学除草剂

处理	水稻品种	抑制百分率		水稻产量/($t \cdot hm^{-2}$)(早造/晚造)
		禾本科杂草(早造/晚造)	阔叶杂草(早造/晚造)	
不施用除草剂	PI312777	96.1 ±2.6/89.1 ±5.6	61.0 ±8.3/55.2 ±7.3	3.41 ±0.43/2.78 ±0.68
	Huagan - 1	95.4 ±3.3/93.1 ±4.3	64.1 ±5.5/61.7 ±3.5	5.14 ±0.23/4.23 ±0.51
	Huajianxian	42.4 ±2.8/37.3 ±2.8	38.0 ±3.3/30.8 ±5.3	3.23 ±0.18/2.41 ±0.23
施用除草剂(25 a. i. g/hm^2 苄嘧磺隆,实际用量的1/3)	PI312777	99.5 ±0.2/96.3 ±1.2	87.4 ±5.2/88.6 ±5.9	3.44 ±0.22/3.23 ±0.41
	Huagan - 1	100 ±0.0/98.6 ±1.1	90.3 ±3.8/87.3 ±5.6	5.74 ±0.33/5.66 ±0.28
	Huajianxian	55.4 ±3.1/57.3 ±4.3	70.9 ±5.7/73.9 ±4.5	4.05 ±0.15/4.17 ±0.21

六、结语

植物化感作用的研究愈来愈受到重视并不断取得进展,但呈现的问题和误区也是不容忽视的。当前的植物化感作用研究必须以新的角度和思路找准真正值得探讨的科学问题,并以可靠的研究方法取得强有力的证据,阐明植物化感作用的机制和在生态系统中的意义。目前非常迫切的问题是要探明植物化感作用的化学和分子生物学基础,前者已引起广泛的关注和研究,每年有大量的化感物质被鉴定,而后者是植物化感作用研究的“软肋”,不是不被关注,当今分子生物学研究“一日千里”,研究方法也不是问题,但植物化感作用的分子生物学研究却进展缓慢。虽然植物种间、种内化学作用的媒介是化学物质而不是基因,但植物合成和释放的这些直接作用的媒介物质均受相关特征基因的控制和调节。因此,植物化感作用的分子生物学研究需要加强,困境有时就是希望所在。近年随着分子生物学的巨大进步,水稻等主要作物的基因和蛋白质组学均得到很好的阐明,水稻化感品种的化学物质基础也基本建立。这样可以借助这些分子生物学和化学物质的研究基础,完成水稻化感品种“次生化合物 - 次生代谢 - 蛋白质 - 基因”的代谢组学和分子生物学研究。

全球气候变化对植物的影响已引起广泛的关注,现已发现,植物化感作用受环境中生物和非生物因子的影响,环境因子胁迫往往增强植物化感作用在生态系统中的效应。这样,进一步深入探讨生态系统中化感植物种在大气 CO_2 浓度和气温上升、紫外线照射和干旱加剧等全球气候变化下的效应是植物化感作用研究面临

的又一个重要的理论和实践问题。

植物化感作用的理论和实践研究能促进农林业的持续发展和达到对自然资源的保护,特别是植物和其他有机体的化学作用能够开拓农作物生物灾害可持续控制的新途径,有着重要的应用价值。因此,除了对植物化感作用这一自然现象的本质及机制进行学术探索外,还应开发植物化感作用的应用潜力,如① 培育主要作物的化感品种,利用作物自身的化感作用功能控制杂草和病害(孔垂华,2007;Belz, 2007);② 分离鉴定化感物质并人工合成或修饰,开发新一代除草剂和杀菌剂(Vyvyan, 2002;Macias *et al.*, 2007);③ 利用植物化感作用原理构建自身抗病草害的农林生态系统(孔垂华,2007; Kong *et al.*, 2004c)。

植物化感作用是一种自然的生态现象,对其本质的探讨不仅有助于加深对植物种间、种内相互作用关系的理解和认知,而且可以利用植物化感作用原理开拓有害生物治理的新途径。就目前国内外的化感作用研究现状而言,要实现这一目标还有漫长的道路要走,但挑战和机会并存,只要思路清晰,不断向前,植物化感作用这一自然发生的生态现象的本质必然会被揭示,并为人类服务。

参考文献

陈龙池. 2009. 杉木人工林土壤中毒性化感物质的鉴定与来源. 中国科学院研究生院博士学位论文.

谷岩. 2008. 稻田化感物质与土壤微生物和酶的作用及其迁移行为. 中国科学院研究生院博士学位论文.

胡飞,孔垂华. 2003. 寄生植物对寄主植物的化学识别. 生态学报, 23: 965-971.

孔垂华. 1998. 植物化感作用研究中应注意的问题. 应用生态学报, 9: 332-336.

孔垂华. 2007. 植物与其他有机体的化学作用: 潜在的有害生物控制途径. 中国农业科学, 40: 712-720.

孔垂华, 胡飞. 2001. 植物化感(相生相克)作用及其应用. 北京: 中国农业出版社.

孔垂华, 胡飞. 2003. 植物化学通讯研究进展. 植物生态学报, 27: 561-567.

孔垂华,徐效华. 2003. 有机物的分离和结构鉴定. 北京:化学化工出版社.

孔垂华, 徐效华, 胡飞, 陈雄辉, 凌冰, 谭中文. 2002. 利用特征次生物质为标记评价水稻品种和单植株的化感潜力. 科学通报, 47: 203-206.

孔垂华,徐效华,陈建军,胡飞,谭中文. 2002. 胜红蓟化感作用研究Ⅸ:主要化感物质在土壤中的转化. 生态学报, 22: 1 189-1 195.

李传涵,李明鹤,何绍江,陈秀华. 2002. 杉木林和阔叶林土壤酚含量及其变化的研究. 林业科学,38: 9-14.

孙大业,郭艳林,马力耕. 2000. 细胞间的信号转导. 北京:科学出版社.

王朋,王莹, 孔垂华. 2008. 植物挥发性单萜经土壤载体的化感作用:以三裂叶豚草为例. 生态学报, 28: 62-68.

Abrahim D., Braguini W. L., Kelmer-Bracht A. M. 2000. Effects of four monoterpenes on germination, primary root growth, and mitochorndrial respiration of maize. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 611-623.

Alford E. R. , Perry L. G. , Qin B. , Vivanco J. M. , Paschke M. W. 2007. A putative allelopathic agent of Russian knapweed occurs in invaded soils. *Soil Biology & Biochemistry*,39:1 812-1 815.

Airmura G. I. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defense genes in lima bean leaves. *Nature*, 411: 854-856.

Bais H. P. , Vepachedu R. , Gilroy S. , Callaway R. M. , Vivanco J. M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interaction. *Science*, 301: 1 377-1 380.

Baldwin I. E. , Schutz J. 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: Evidence for communication between plants. *Science*,211:277-279.

Baldwin I. E. , Schmelz J. , Ohnmeiss T. 1994. Wound-induced changes in root and shoot jasmonic acid pools correlate with induced nicotine synthesis in *Nicotiana sylvestris*. *Journal of Chemical Ecology*,20: 2 139-2 157.

Batish D. R. , Kaur S. , Singh H. P. , Kohli R. K. , Mittal S. 2009. Role of root-mediated interactions in phytotoxic interference of *Ageratum conyzoides* with rice (*Oryza sativa*). *Flora*, 240: 388-395.

Bendimerad N. , Bendiab S. A. T. , Benabadji A. B. 2005. Composition and antibacterial activity of *Pseudocytisus integrifolius* (Salisb.) essential oil from *Algeria*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,53: 2 947-2 952.

Bertholdsson N. O. 2004. Variation in allelopathic activity over 100 years of barley selection and breeding. *Weed Research*,44:78-86.

Belz R. G. 2007. Allelopathy in crop/weed interactions-an update. *Pest Management Science*, 63: 308-326.

Bertin C. , Weston L. A. , Huang T. , Jander G. , Owens T. , Meinwald J. , Schroeder F. C. 2007. Grass roots chemistry: meta-Tyrosine, an herbicidal nonprotein amino acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 104: 16 964-16 969.

Bertin C. , Yang X. H. , Weston L. A. 2003. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*,256: 67-83.

Blair A. C. , Weston L. A. , Nissen S. J. , Brunk G. R. , Hufbauer R. A. 2009. The importance of analytical techniques in allelopathy studies with the reported allelochemical catechin as an example. *Biological Invasions*, 11: 325-332.

Blair A. C. , Hanson B. D. , Brunk G. R. , Marrs R. A. , Westra P. , Nissen S. J. , Hufbauer R. A. 2005. New techniques and findings in the study of a candidate allelochemical implicated in invasion success. *Ecology Letters*, 8: 1 039-1 047.

Blair A. C. , Nissen S. J. , Brunk G. R. , Hufbauer R. A. 2006. A lack of evidence for an ecological role of the putative allelochemical (±)-Catechin in spotted knapweed invasion success. *Journal of Chemical Ecology*, 32: 2 327-2 331.

Blum U. , Staman K. L. , Flint L. J. , Shafer S. R. 2000. Induction and/or selection of phenolic acid-utilizing hulk-soil and rhizosphere bacteria and their influence on phenolic acid phytotoxicity. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 2 059-2 077.

Butler L. G. 1995. Chemical communication between the parasitic weed Stroga and its crop host: a new dimension in allelochemistry. *American Chemistry Society Symposia Series*,582: 158-168.

Callaway R. M. 2002. The detection of neighbours by plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 104-105.

Callaway R. M. , Aschehoug E. T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290: 521-523.

Callaway R. M. , Mahall B. E. 2007. Family roots. *Nature*, 448: 145-147.

Capon R. J. , Ratnayake R. , Stewart M. , Lacey E. , Tennant S. , Gill J. H. 2005. Aspergillazines A-E: novel heterocyclic dipeptides from an Australian strain of *Aspergillus unilateralis*. *Organic & Biomolecular Chemistry*, 3: 123-129.

Catalan C. A. N. , de Heluani C. S. , Kotowicz C. , Gedris T. E. , Herz W. 2003. A linear sesterterpene, two squalene derivatives and two peptide derivatives from *Croton hieronymi*. *Phytochemistry*, 64: 625-629.

Chen X. H. , Hu F. , Kong C. H. 2008. Varietal improvement in rice allelopathy. *Allelopathy Journal*, 22: 379-384.

Chen L. C. , Wang S. L. , Yu X. J. 2005. Effects of phenolics on seedling growth and ^{15}N nitrate absorption of *Cunninghamia lanceolata*. *Allelopathy Journal*, 15: 57-66.

Christianson C. B. , Howatd R. G. 1994. Use of soil thin-layer chromatography to assess the mobility of the phosphoric triamide urease inhibitors and urea in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 26: 1 161-1 164.

Crisanto T. , Sanchez-Martin M. J. , Sanchez-Camazano M. 1994. Mobility of pesticides in soils. *Toxicology and Environment Chemistry*, 45: 97-104.

Duke S. O. 2007. The emergence of grass root chemical ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 104: 16 729-16 730.

Enyedi A. , Yalpani N. , Silverman P. , Raskin I. 1992. Signal molecules in systemic plant resistance to pathogens and pests. *Cell*, 70: 879-886.

Falkenstein E. , Groth B. , Mithofer A. , Weiler E. 1991. Methyljasmonate and alpha-linoleic acid are potent inducers of tendril coiling. *Planta*, 85: 316-322.

Farmer E. E. 2001. Surface-to-air signals. *Nature*, 411: 854-856.

Farmer E. , Ryan C. 1990. Interplant communication: airnbone methyljasmonate inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 87: 7 713-7 716.

Fitter A. 2003. Making allelopathy respectable. *Science*, 301: 1 337-1 338.

Gersani M. , Brown J. S. , O'Brien E. E. , Maina G. M. , Abramsky Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89: 660-669.

Griessbach E. F. C. , Copin A. , Deleu R. , Dreze P. H. 1997. Mobility of a siliconepolyether studied by adsorption and desorption isotherms and soil thin-layer chromatography. *The Science of the Total Environment*, 201: 89-98.

Gundlach H. , Muller M. , Kutchan T. , Zenk M. 1992. Jasmonic acid is a signal transducer in elicitor-induced plant cell cultures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 89: 2 389-2 393.

Harper J. L. 1975. New Biological Books: *Allelopathy* by E. L. Rice. *Quarterly Review of Biology*, 50: 493-495.

Heirro J. L. , Callaway R. M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 256: 29-39.

Huang Z. Q. , Liao L. P. , Wang S. L. , Cao G. Q. 2000. Allelopathy of phenolics from decomposing

stump-roots in replant Chinese fir woodland. *Journal of Chemical Ecology*,26: 2 211-2 219.

Huang Z. Q. , Haig T. , Wang S. L. , Han S. J. 2002. Autotoxicity of Chinese fir on seed germination and seedling growth. *Allelopathy Journal*,9: 187-193.

Inderjit. 1996. Plant phenolics in allelopathy. *Botanical Review*, 62: 186-202.

Inderjit. 2005. Soil microorganisms: An important determinant of allelopathic activity. *Plant and Soil*, 274: 227-236.

Inderjit, del Moral R. 1997. Is separating resource competition from allelopathy realistic? *Botanical Review*, 63: 221-230.

Jose O. S. 1991. Significance of phenolic compounds in plant-soil-microbial system. *Critical Reviews in Plants Sciences*, 10: 63-74.

Kato-Noguchi H. , Ino T. 2003. Rice seedlings release momilactone B into the environment. *Phytochemistry*,63: 551-554.

Kato-Noguchi H. ,Ino T. 2005. Possible involvement of momilactone B in rice allelopathy. *Journal of Plant Physiology*,162: 718-721.

Khanh T. D. , Xuan T. D. , Chung I. M. 2007. Rice allelopathy and the possibility for weed management. *Annals of Applied Biology*,151: 325-339.

Knoester M. 1998. Ethylene-insensitive tobacco lacks non-host resistance against soil-borne fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,95: 1 933-1 937.

Kobayashi K. 2004. Factors affecting phytotoxic activity of allelochemicals in soil. *Weed Biology & Management*,4: 1-7.

Kong C. H. , Hu F. , Liang W. J. , Wang P. , Jiang Y. 2004a. Allelopathic potential of *Ageratum conyzoides* at various growth stages in different habitats. *Allelopathy Journal*,13: 233-240.

Kong C. H. ,Liang W. J. , Xu X. H. , Hu F. , Wang P. , Jiang Y. 2004b. Release and activity of allelochemicals from allelopathic rice seedlings. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52: 2 861-2 865.

Kong C. H. , Liang W. J. , Hu F. , Xu X. H. ,Wang P. , Jiang Y. 2004c. Allelochemicals and their transformations in the *Ageratum conyzoides* intercropped the citrus orchard soil. *Plant and Soil*, 264: 149-157.

Kong C. H. , Xu X. H. , Zhou B. , Hu F. , Zhang C. X. , Zhang M. X. 2004d. Two compounds from allelopathic rice accession and their inhibitory effects on weeds and fungal pathogens. *Phytochemistry*,65: 1 123-1 128.

Kong C. H. , Li H. B. , Hu F. , Xu X. H. , Wang P. 2006. Allelochemicals released by rice roots and residues in soil. *Plant and Soil*, 288: 47-56.

Kong C. H. , Wang P. , Zhang C. X. , Zhang M. X. , Hu F. 2006a. Herbicidal potential of allelochemicals from *Lantana camara* against *Eichhornia crassipes* and the alga *Microsystis aeruginosa*. *Weed Research*, 46: 290-295.

Kong C. H. , Wang P. , Xu X. H. 2007. Allelopathic interference of *Ambrosia trifida* with wheat (*Triticum aestivum*). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 119: 416-420.

Kong C. H. , Zhao H. , Xu X. H. , Wang P. , Gu Y. 2007a. Activity and allelopathy of soil of flavone *O*-Glycosides from rice. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,55: 6 007-6 012.

Kong C. H. 2008. Rice allelopathy. *Allelopathy Journal*,22: 261-273.

Kong C. H. , Chen L. C. , Xu X. H. , Wang P. , Wang S. L. 2008a. Allelochemicals and activities in replanted Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) tree ecosystem. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,56: 11 734-11 739.

Kong C. H. , Hu F. , Wang P. , Wu J. L. 2008b. Effect of allelopathic rice varieties combined with cultural management options on paddy field weeds. *Pest Management Science*, 64: 276-282.

Kong C. H. , Wang P. , Gu Y. , Wang M. L. 2008c. The fate and impact on microorganisms of rice allelochemicals in paddy soil. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56: 5 043-5 049.

Kong C. H. , Wang P. , Zhao H. , Xu X. H. , Zhu Y. D. 2008d. Impact of allelochemical exuded from allelopathic rice on soil microbial community. *Soil Biology & Biochemistry*, 40:1 862-1 869.

de Kroon H. 2007. How do roots interact? *Science*, 318: 1 562-1 563.

de Kroon H. , Mommer L. , Nishiwaki A. 2003. Root competition: towards a mechanistic understanding//de Kroon H. ,Visser E. J. W. *Root Ecology*,Berlin:Springer.

Lankau R. 2008. A chemical trait creates a genetic trade-off between intra-and interspecific competitive ability. *Ecology*, 89: 1 181-1 187.

Lu T. S. , Parodi F. J. , Vargas D. , Quuano L. , Mertooetomo E. R. , Hjortso M. A. , Fischer N. H. 1993. Sesquiterpenes and thiarubrines from *Ambrosia trifida* and its transformed roots. *Phytochemistry*, 33:113-116.

Macías F. A. , García-Díaz M. D. , Massanet G. M. , Gómez-Madero J. F. , Fronczek F. , Galindo J. L. G. 2008. An easy access to bioactive 13-hydroxylated and 11,13-dihydroxylated Sesquiterpene Lactones (SL) through Michael addition of a nucleophilic hydroxyl group. *Tetrahedron*, 70: 155-178.

Macías F. A. , Molinillo J. M. G. , Varela R. M. , Galindo J. C. G. 2007. Allelopathy-a natural alternative for weed control. *Pest Management Science*,63: 327-348.

Macías F. A. , Oliveros-Bastidas A. , Marin D. , Castellano D. , Simonet A. M. , Molinillo J. M. G. 2004. Soil degradation dynamics of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-(2*H*)-1,4-benzoxazin-3- (4*H*) one (DIMBOA) and its degradation products, phytotoxic allelochemicals from Gramineae. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52:6 402-6 413.

Macias F. A. , Varela R. M. , Simonet A. M. , Cutler H. G. , Cutler S. J. , Eden M. A. , Hill R. A. 2000. Bioactive carotanes from *Trichoderma virens*. *Journal of Natural Product*, 63: 1 197-1 200.

Mahall B. E. , Callaway R. M. 1991. Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,88: 874-876.

Mahall B. E. , Callaway R. M. 1992. Root communication mechanisms and intra-community distributions of two Mojave Desert shrubs. *Ecology*,73: 2 145-2 151.

Mahall B. E. , Callaway R. M. 1996. Geographic and genetic contributions to root communication in *Ambrosia dumosa*. *American Journal of Botany*,83: 93-98.

Muller C. H. , Muller W. H. , Haines B. L. 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. *Science*, 143: 471-473.

Nishida N. ,Tamotsu S. ,Nagata N. 2005. Allelopathic effects of volatile monoterpenoids produced by *Salvia leucophylla*: Inhibition of cell proliferation and DNA synthesis in the root apical meristem of *Brassica campestris* seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 1 187-1 203.

Olofsdotter M. , Rebulanan M. , Madrid A. , Wang D. L. , Navarez D. , Olk D. C. 2002. Why phenol-

ic acids are unlikely primary allelochemicals in rice. *Journal of Chemical Ecology*,28: 229-241.

Oppong F. K., Sagar G. R. 1992. The activity and mobility of triasulfuron in soil influenced by organic matter, duration, amount and frequency of rain. *Weed Research*,32: 157-165.

Pellissier F. 1998. The role of soil community in plant population dynamics: is allelopathy a key component? *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 407-408.

Pettersson J., Ninkovic V. 2003. Plant activation of barley by intercropped conspecifics and weeds: allelobiosis//*BCPC Crop Science and Technology*,1 135-1 144.

Pierik R., Visser E. J. W., de Kroon H. 2003. Ethylene is required in tobacco to successfully compete with proximate neighbours. *Plant Cell and Environment*,26: 1 229-1 234.

Pierik R., Whitelam G. C., Voesenek L. A. C. J. 2004. Canopy studies on ethylene-insensitive tobacco identify ethylene as a novel element in blue light and plant-plant signalling. *Plant Journal*,38: 310-319.

Putnam A. R., Duke W. B. 1974. Biological suppression of weeds: evidence for allelopathy in accessions of cucumber. *Science*,185: 370-372.

Ravanel P., Liegeois M. H., Chevallier D., Tissut M. 1999. Soil thin-layer chromatography and pesticide mobility through soil microstructures-New technical approach. *Journal of Chromatography A*,864: 145-154.

Rhoades D. 1983. Responses of alder and willow to attract by tent caterpillars and webworms: Evidence for pheromonal sensitivity of willows. *American Chemical Society Symposia Series*,208: 55-68.

Rimando A. M., Olofsdolter M. D., Dayan F. E. 2001. Searching for rice allelochemicals: an example of bioassay-guide isolation. *Agronomy Journal*,93: 16-20.

Robards K., Haddad P. R., Jackson P. E. 1994. *Principles and Practice of Modern Chromatographic Methods*. New York: Academic Press.

Rosenthal G. A. 2001. L-Canavanine: a higher plant insecticidal allelochemical. *Amino Acids*, 21: 319-330.

Sanchez-Camazano M., Sanchez-Martin M. J., Poveda E., Iglesias-Jimenez E. 1996. Study of the effect of exogenous organic matter on the mobility of pesticides in soil using soil thin-layer chromatography. *Journal of Chromatography A*, 754: 279-284.

Seal A. N., Pratley J. E., Haig T., An M. 2004. Identification and quantitation of compounds in a series of allelopathic and non-allelopathic rice root exudates. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 1 647-1 662.

Semchenko M., Hutchings M. J., John E. A. 2007a. Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume. *Journal of Ecology*, 95: 252-260.

Semchenko M., John E. A., Hutchings M. J. 2007b. Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytologist*,176: 644-654.

Shonle I., Bergelson J. 1995. Interplant communication revisited. *Ecology*,76: 2 660-2 663.

Shulaev V., Silverman P., Raskin I. 1997. Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*,385: 718-721.

Smaling E. M. A., Stein A. 1991. A statistical analysis of the influence of *Striga hermonthica* on

maize yields in fertilizer trials in Southwestern Kenya. *Plant and Soil*,138: 1-8.

Smith M. T. , Van Staden J. 1995. Infochemicals: the seed-fungus-root continuum: A review. *Environmental & Experimental Botany*,35: 113-123.

Stawich P. 1992. Jasmonate, gene and fragrant signals. *Plant Physiology*,99: 804-807.

Timothy J. 1990. *With Bitter Herbs They Shall Eat It: Chemical Ecology and the Origin of Human Diet and Medicine*. Tucson: The University of Arizona Press.

Van Pelt C. D. , Haggarty H. , Brenna J. T. 1998. Quantitative subfemtomole analysis of α-tocopherol and deuterated isotopomers in plasma using tabletop GC/MS/MS. *Analytic Chemistry*, 70: 4 369-4 375.

Vyvyan I. R. 2002. Allelochemicals as leads for new herbicides and agrochemicals. *Tetrahedron*, 58: 1 631-1 646.

Wang P. , Liang W. J. ,Kong C. H. , Jiang Y. 2005. Allelopathic potentials of volatile allelochemicals from *Ambrosia trifida* L. on other plants. *Allelopathy Journal*,15: 131-136.

Weidenhamer J. D. , Macias F. A. , Nikolaus H. 1993. Just how insoluble are monoterpenes? *Journal of Chemical Ecology*, 19: 1 799-1 807.

Williamson G. B. 1990. Allelopathy, Koch's postulates and the neck riddle//Grace J. B. ,Tilman D. *Perspectives on Plant Competition*. San Diego:Academic Press.

Willis R. J. 1985. The historical bases of the concept of allelopathy. *Journal of the History of Biology*, 18: 71-102.

Willis R. J. 1994. Terminology and trends in allelopathy. *Allelopathy Journal*, 1: 6-28.

Wu H. W. , Haig T. , Pratley J. , Lemerle D. , An M. 2001a. Allelochemicals in wheat (*Triticum aestivum* L.): Cultivar difference in the exudation of phenolic acids. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 49: 3 742-3 745.

Wu H. W. , Haig T. , Pratley J. 2001b. Allelochemicals in wheat (*Triticum aestivum* L.): Variation of phenolic acids in shoot tissues. *Journal of Chemical Ecology*,27: 125-135.

Zeng D. L. , Qian Q. , Teng S. , Dong G. J. , Fujimoto H. , Yasufumi K. , Zhu L. H. 2003. Genetic analysis of rice allelopathy. *Chinese Science Bulletin*, 48: 265-268.

Zhang Q. S. ,Yu X. 2001. Allelopathy in replant problem in forest soil. *Allelopathy Journal*,8: 51-64.

Zhao H. , Li H. B. , Kong C. H. , Xu X. H. , Liang W. J. 2005. Chemical response of allelopathic rice seedling under varying environmental conditions. *Allelopathy Journal*, 15: 105-110.



外来有害植物入侵扩张的化感作用

万方浩[①] 杨国庆[①,②]

摘　要

外来有害植物入侵给世界很多国家带来了严重的生态、经济和社会问题。从化学生态学的角度,揭示外来植物的入侵机制对于实现对这些有害植物的有效控制具有直接的理论意义。大量研究表明植物化感作用是促进一些外来有害植物入侵扩张的重要因素。本章从① 入侵植物化感作用的理论基础、② 入侵植物化感作用的研究方法、③ 入侵植物的化感物质解析、④ 入侵植物化感效应对本地植物的作用机制、⑤ 环境因子对入侵植物化感作用的影响和⑥ 基于外来植物化感作用的控制对策六个方面,综述分析外来有害植物入侵扩张中化感作用的研究进展。同时指出,化感作用作为外来植物入侵扩张多种推动因素中的一种,还要结合其他促进入侵因子(竞争、进化和本地资源等)综合分析外来有害植物入侵扩张的机制。

① 中国农业科学院植物保护研究所植物病虫害生物学国家重点实验室,北京 100193,E-mail:wanfangh@public3.bta.net.cn

② 扬州大学园艺与植物保护学院,扬州 225009,E-mail:yg89051@yahoo.com.cn

前言

随着世界经济全球化和国际贸易自由化进程的加快,特别是旅游业的飞速发展,外来入侵植物已对世界很多国家的经济、生态与社会安全及国家利益构成了巨大的威胁(万方浩等,2002;徐汝梅和叶万辉,2003;Pimentel *et al.*,2000)。外来入侵植物(alien invasive plants)是指那些出现在其过去或现在的自然分布范围及扩散潜力以外,即在其自然分布范围以外或在没有直接或间接引入或人类照顾之下而不能存在的植物物种、亚种或以下的分类单元,包括其所有可能存活继而繁殖的部分、配子或繁殖体(Schwartz,1997)。在中国,仅紫茎泽兰、普通豚草、水葫芦以及大米草等几种外来入侵植物每年造成的损失就达 140 多亿元(万方浩等,2005)。因此,防范外来有害植物的入侵,遏制其扩散、蔓延与危害和实现对已有入侵植物的可持续控制,已成为保障社会进步与自然协调发展的重大国家需求。为了有效预防和控制这些外来有害植物的进一步危害,从研究层面上深入了解和揭示外来植物入侵机制就显得尤为重要。当前,国内外有关外来有害植物成功入侵机制已然成为一个研究热点,各种假说层出不穷。如天敌逃逸假说(Williamson and Fitter,1996;Mitchell and Power,2003)、入侵进化假说(Blossey and Nötzold,1995),以及从本地生境考虑的空余生态位假说(Elton,1958;Mack *et al.*,2000)、干扰假说(Baker,1974)和多样性阻抗假说(Kennedy *et al.*,2002)等。这些假说都成功解释了一些外来植物的入侵,但后期针对不同对象、地点或入侵时间的检验研究表明,上述假说之间或自身仍存在一定的分歧,甚至对同一研究对象都出现矛盾,这些充分说明外来植物入侵过程的复杂性,用单一的理论加以解释是不现实的。因此,应在探明外来植物扩张基本规律的基础上,分析促进其入侵的主要原因,阐明相应的机制。近年来,新颖武器假说(novel weapons hypothesis)(Bais *et al.*,2003;Callaway and Ridenour,2004)成为探索外来有害植物入侵机制的一个研究焦点,该假说认为外来植物成功入侵扩张的一个重要原因是由于它们在入侵地释放了相对于本地植物比较新颖的化感物质,这些物质负面影响了本地伴生植物的生长发育,使得外来植物在与本地植物的互作过程中占据优势,并促进其扩张成为本地生境的优势单一种群。近来的大量研究也表明化感作用是导致外来植物成功入侵的重要因素之一(Abdul-Wahab and Rice,1967;El-Ghareeb,1991;Vaughn and Berhow,1999;Ridenour and Callaway,2001;Zangerl and Berenbaum,2005)。本章即从植物化感作用的角度,探讨外来有害植物入侵扩张的机制。

一、入侵植物化感作用的理论基础

1. 化感作用研究与外来植物入侵机制

化感作用指植物产生并向环境中释放化学物质而对其他植物发生直接或间接、有害或有益的作用(Rice,1984)。植物化感作用研究经历了曲折的过程,如早在 1832 年 De Candolle 就指出植物尤其是一些恶性杂草,能从根部分泌化学物质

排斥周围的植物，而在20世纪初，就已有试验用“黑炭”调控小麦（*Triticum vulgare*）和燕麦（*Avena sativa*）根系分泌物的毒性（Hierro and Callaway，2003）。到20世纪六七十年代，植物化感作用在自然植物群落演替和分布格局的重要作用得到了世界很多生态学家的普遍认可（Muller，1969；Rice，1984；Whittaker and Feeny，1971）。但早期的植物化感作用研究以调查和现象描述为主，缺乏系统的实验性研究，尤其在某些实验方法上存在明显的缺陷，使得植物化感作用研究一度陷入低谷，受到很多学者的质疑（Hierro and Callaway，2003）。然而，近年来植物化感作用研究在入侵生物学中受到重视，其代表性理论为新颖武器假说，其中一个重要原因就是该假说采用了严密的试验设计和方法，巧妙解释了一些外来植物的入侵扩张机制（Ridenour and Callaway，2001；Barney *et al.*，2005；Cappuccino and Arnason，2006；Dorning and Cipollini，2006）。入侵生物学中的化感作用主要是指入侵植物通过释放化感物质对本地植物产生的不利作用（Inderjit *et al.*，2008）。以北美入侵植物扩散矢车菊（*Centaurea diffusa*）为例，Callaway 和 Aschehoug（2000）通过生物地理比较法，并结合活性炭排除处理，研究了矢车菊对其源发地伴生禾草和北美本地三种同属禾草的化感抑制作用，发现矢车菊的根系分泌物对入侵地禾草具有显著的抑制作用，却对其源发地禾草的化感抑制作用不明显，而活性炭处理矢车菊根际土壤后明显减轻了这种抑制作用，这充分证实了化感作用是促进矢车菊在北美入侵扩张的重要因素。此外，Goslee 等（2001）用生态模型法评价化感作用在北美外来植物顶羽菊（*Acroptilon repens*）入侵矮草草甸过程中的重要性（图11.1）。模型的参数中除了化感作用，还包括资源竞争因素（如土壤水分和天气条件等），分析结果表明只有在本地种对顶羽菊的化感作用敏感的情况下，顶羽菊才在群落中占据优势地位。值得注意的是，当模拟过程包括化感作用时，模型的输出结果与实际记录的群落的成分非常相似；而在排除了化感作用因子时，二者相差很大，这一结果佐证了化感作用在一些外来植物入侵扩张中的促进作用。

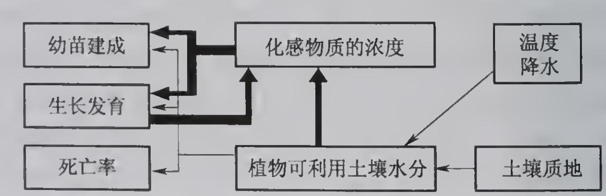


图11.1 Ecotone模型显示土壤水分模块、化感作用和幼苗建成、生长发育及死亡率等组分间的关系。化感作用角度建立的联系以粗线表示（Goslee *et al.*，2001）

2. 非协同进化与入侵植物的化感作用

在自然植物群落中，长期的协同进化使得植物种群彼此间因化感作用带来的选择压力呈中性或动态平衡的状态，这尤其体现在一些演替时间较长的植物群落中（Hierro and Callaway，2003）。而一旦群落内出现非协同进化关系的伴生植物种群（如外来入侵植物的出现），它们之间这种化感作用的动态平衡将被打破。另一方面，外来入侵植物因为天敌逃避等方面的原因，常在入侵地带出现“快速进化”

(Blossey and Nötzold,1995),其中包括生长生殖与防御扩张两方面能量分配的二次构建,这使得入侵植物往往呈现相对本地植物在某些生理和(或)生态方面的优势(Wilsey and Polley,2006),如紫茎泽兰在入侵地明显提高了氮的利用效率,造成其植株的无节制疯长(Feng *et al.* ,2008)。外来入侵植物这种优势加上它们与本地植物之间的非协同进化关系,使得其在入侵地分泌的某些化感物质对于本地植物常常比较"新颖",表现出对生长发育明显的抑制作用,如有研究发现在入侵群落中入侵种化感物质的积累比在源发地种群中明显多(Molly and Eric,2002)。

3. 入侵植物都对本地植物存在不利的化感作用吗?

虽然近来大量研究发现化感是促进外来植物入侵扩张的重要因素,但并非所有的外来有害植物对本地植物都具有化感抑制作用(Conway *et al.* ,2002; Rennea *et al.* ,2004)。这方面,经典的例子如 Muller 等(1964)认为美国加利弗尼亚中部沿海地区灌木丛周围的生长抑制带是由于灌木鼠尾草(*Salvia leucophylla*)的化感作用造成的,并曾在 Science 杂志的封面发表了一张关于该地区灌木鼠尾草和灌木丛 *Artemisia californica* 的照片。然而随后 Bartholomew(1970)设计的实验却证明生长抑制带并不是由化感作用所致,而是由啮齿动物造成的。还如源自中欧的入侵植物疣果匙荠(*Bunias orientalis*),虽然有研究在室内发芽实验发现其叶片水提液对本地很多植物的种子萌发和幼苗生长具有抑制作用,但其他几个佐证试验则基本表明,该植物对入侵地植物并没有化感抑制作用,如在循环液培养系统中,疣果匙荠的根系分泌物对本地植物基本没有化感作用。再如,将疣果匙荠的落叶淋溶物添加到沙或土壤中,后种植本地植物,结果也发现无化感抑制作用存在。有趣的是,用疣果匙荠重度入侵地区的土壤培育本地植物的幼苗,以未入侵地区土壤培育为对照,结果发现入侵地区土壤培育的幼苗长势比对照好(Hierro and Callaway,2003)。另外,研究表明即使两种入侵植物为同属近缘种,也并不表明它们都对本地植物有化感作用,如扩散矢车菊现已被证实具有化感作用,而同样是北美的入侵植物矢车菊属的黄星蓟(*Centaurea solstitialis*)却对本地伴生植物几乎不存在化感抑制作用(Qin *et al.* ,2007)。还有例子发现入侵植物分泌的物质对本地植物甚至具有促进生长的作用,如入侵北美的外来植物乌桕(*Sapium sebiferum*)对本地植物裂稃草(*Schizachyrium scoparium*)、黑柳(*Salix nigra*)和落羽松(*Taxodium distichum*)就具有促进生长的作用(Keay *et al.* ,2000; Conway *et al.* ,2002)。这说明其他因子发挥着促进上述外来植物入侵扩张的作用,比如对本地土壤营养的活化,或分泌对种群幼苗生长有利的物质等。

4. 基于化感作用的入侵植物种内生态对策

本地植物(native plants)一般指在自然界中,由于地理、地貌和气候等因素的影响,每一个植物物种都被限制在一定的区域内生存发展;虽然自身可以发生迁移,但如果没有人类活动的影响,这种自然迁移的速度很慢(Schwartz,1997)。如前所述,外来入侵植物与本地植物的种间关系上,它们能通过释放化感物质负面影响本地植物的生长发育,促进自身扩张。而这些化感物质在入侵植物种内关系中

的地位和作用如何，对于入侵植物自身种群的发展显得尤为关键，也是揭示大量外来有害植物入侵后常在本地形成单优种群的主要机制之一。如有研究发现北美入侵植物矢车菊的化感物质儿茶酚能通过抑制自身种子萌发速率调控幼苗的密度，但对于种子存活率并没有显著负面影响，这为矢车菊种群的稳定和扩张奠定了基础(Perry *et al.* ,2005)。也有研究表明入侵植物的化感作用对伴生植物抑制而对自身种子萌发无影响，如北美入侵植物红花金银忍冬(*Lonicera maackii*)(Dorning and Cipollini,2006)。还有入侵植物对自身幼苗生长发育的抑制或促进作用随着幼苗与成株之间的距离而异，如刺棘蓟(*Cynara cardunculus*)(Marushia and Holt,2008)。实际上，植物一般都有种群密度自我调控的生态对策，这种对策能适当调控种间竞争的程度，并增加种群中优势群体的适合度，其中也包括化感作用中的自毒效应(Perry *et al.* ,2005)。上述研究分析了基于化感作用的入侵植物种内生态对策的合理性，但并未体现出外来植物的入侵优越性，也即不能充分说明种内生态对策是外来植物入侵扩张的推动因子，这需要通过进化理论或与本地同属植物对比的方法，才能阐明入侵植物这方面的机制，但目前这方面的报道还很鲜见。此外，化感作用仅仅是入侵植物种内生态对策中的一个因子，还应结合环境因子和资源竞争(Reihart *et al.* ,2006)等因素综合分析入侵植物种群自身调控的内在机制。

二、入侵植物化感作用的研究方法

1. 主要外来入侵植物的化感作用研究现状

对于外来植物入侵扩张中化感作用的研究，首先要通过试验证实野外条件下外来植物对本地伴生植物的不利化感作用的存在。在此基础上，结合实验室内的方法定性定量揭示化感作用才是有生态学意义的(Inderjit and Nilsen,2003)。纵观近年来国内外主要外来入侵植物的化感作用研究可见，很多入侵植物存在对本地植物多途径不利的化感抑制作用。从入侵植物的分类对象看，菊科(Asteraceae)植物占主要部分，禾本科(Gramineae)和十字花科(Brassicaceae)次之。国际自然保护联盟公布的“全球100种最具威胁的外来生物”中陆生植物32种，其中有菊科植物2种，即薇甘菊(*Mikania micrantha*)和三裂叶蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)，而这两种植物都已被证实在入侵地带对伴生植物存在较强的化感作用(张玉虎等,2004; Li *et al.* ,2006)。菊科是中国种子植物最大科，目前我国外来菊科植物有148种(朱世新等,2005)，且其中很多种成为恶性杂草，如豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)、紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)和薇甘菊等(万方浩等,2005; 杨国庆等,2008a)，而这可能与许多菊科植物具有重要的经济价值，尤其在药用方面的特殊功效(于欣源等,2005)而促使其在全球大范围流通有关。但是，当前一些入侵植物的化感作用研究，在方法上尚存在明显的不足，如化感潜势评估中受体植物的选择上选择非实际伴生的植物对象(如莴苣)，在植物化感物质提取上采用非自然生态因子的有机试剂法，而水提液的制备中也存在时间和环境控制等问题(杨国庆等,

2008c)，此外，室内研究与野外实际发生不能相互结合等。这些都是导致评判外来植物入侵机制的直接误差来源，且从植物化感作用研究的本质来说是缺乏生态学意义的(孔垂华，1998；Inderjit and Nilsen，2003)。

2. 入侵植物化感作用证实的主要方法

外来植物入侵的化感作用研究需要证实两个基本问题，即外来植物对本地伴生植物不利的化感作用是否存在，以及化感作用是否是促进外来植物入侵扩张的重要原因。目前，国内外主要有三种方法对外来入侵植物的化感作用加以证实，分别是传统化感研究法、同属植物化感比较法和生物地理化感比较法(Inderjit *et al.*，2008)。

(1) 传统化感研究法

传统化感研究法是指在入侵地，以入侵地植物或土壤微生物为受体对象，采用传统的植物化感作用研究方法，研究揭示外来入侵植物的化感作用。早期入侵植物的化感作用研究大都使用了这种方法，主要围绕入侵植物化感物质的鉴定、降解、作用剂量以及这些物质对土壤环境的影响等方面加以评估，且很多研究指出化感作用是促成外来植物在入侵地成为单一优势种群的重要因素(Abdul - Wahab and Rice，1967；Kanchan and Jayachandra，1979；Goel *et al.*，1989；Baruah *et al.*，1994；Inderjit and Foy，1999；Inderjit，2001；Hierro and Callaway，2003；Yang *et al.*，2006)。

传统的方法主要从室内化感作用模拟的生测和野外实地试验两个方面开展，在室内生测中主要采用水提液法，以本地的伴生植物为受体对象，初步评估、推测入侵野外淋溶物的化感潜力，这为野外试验的开展提供了一定的理论依据。但室内试验容易有上述总结存在的方法上的问题，因此需要特别注意水提液制备的方法，受体植物对象的选择，以及必须结合野外观察和小区试验的结果(孔垂华，1998)。野外试验则能为某种入侵植物的化感作用存在与否提供直接的证据。如马缨丹(*Lantana camara*)，地表土壤混有马缨丹新鲜或焚烧后的植株都对本地植物幼苗生长具有抑制作用，类似效应的入侵植物还如艾蒿(*Artemisia vulgaris*)(Inderjit and Foy，1999)和紫茎泽兰(Tian *et al.*，2007)等，用活性炭处理这些土壤后，这种抑制效应明显降低，这基本说明两种外来植物对本地植物存在化感作用。再比如，起源于中南美入侵中西非洲和东南亚的香泽兰(*Chromolaena odorata*)，室内研究虽然发现其提取物显著抑制了一些蔬菜种子萌发和幼苗生长(Adetayo *et al.*，2005)，但这并不能说明野外条件下其淋溶物对本地植物存在化感抑制作用。而最新的野外研究发现，该植物的根系分泌物能显著增加根际中本地植物的致病菌，这基本说明该植物存在对本地植物间接的化感作用(Mangla *et al.*，2008)。

总之，传统化感研究法基本证实某些入侵植物在入侵地对本地植物的化感抑制作用，但这还不能说明化感作用是促进其入侵扩张的主要因素。如果某个入侵植物在入侵地和源发地对周围植物表现出类似的化感作用，但它在入侵地群落中却形成了优势种群，这时化感作用促进入侵的说法就明显缺乏说服力。

(2) 同属植物化感比较法

同属植物化感比较法是指在入侵地,选择和入侵植物同属的本地植物,比较它们对本地植物的化感作用,以揭示化感作用在外来植物入侵扩张中的作用。该方法的基本思想是,如果某一地区内天敌或竞争者对与入侵植物同属的本地植物具有更强的负面作用,或者如果入侵植物比本地同属植物对本地伴生植物具有更大的化感抑制作用,那么这些因子就是推动入侵植物扩张的重要因素。如研究发现入侵植物马缨丹(*Lantana camara*)和印度本地的同属植物(*Lantana indica*),前者较后者对本地植物具有显著的化感抑制作用,类似的例子还如入侵植物牧豆树(*Prosopis juliflora*)(El - Keblawy and Al - Rawai,2007; Inderjit *et al.* ,2008)。进一步研究发现马缨丹和牧豆树根际土壤中的酚酸含量明显比本地同属植物高,这些高酚酸含量土壤对本地植物生长呈现出显著的抑制作用。也有研究发现入侵植物与本地同属植物的化感作用相当,如入侵空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)与本地莲子草(*A. sessilis*)(余柳青等,2007)。同属植物化感比较法一方面证实了某些入侵植物存在对本地植物的化感作用,另一方面初步说明化感在入侵植物扩张中具有一定的作用,但还需要比较更多的本地同属植物的化感作用才能强化证实这一结论。

同属植物化感比较法表明某些外来植物比本地同属植物对入侵地伴生植物的化感作用强,并初步推断化感作用在这些植物入侵中可能起着重要的作用,但这种化感作用差异存在的原因是什么呢? 这里可能存在三个主要方面的原因:① 入侵地植物对外来植物的化感物质比较敏感,易受到影响;② 入侵植物产生的化感物质的量比本地同属植物大;③ 入侵植物产生的化感物质在本地降解比较慢。对于① 和③ ,可能是由于外来植物与本地植物和土壤微生物之间的非协同进化关系所致。而对于② ,可能是异地不同种植物之间的正常的生物生态学特性差异,但如果是外来植物从源发地到入侵地出现化感物质分泌的明显增加,则这就涉及了该入侵植物进化方面的问题。如果采用比较入侵植物在源发地和入侵地的化感作用机制(即生物地理化感比较法),将对上述三个问题有较好的阐释,同时也能确切揭示入侵植物的化感作用在其入侵扩张中所起的作用。

(3) 生物地理化感比较法

生物地理化感比较法是指在入侵地和源发地,以两地的伴生近缘植物或土壤微生物为受体对象,比较外来植物在两地的化感作用,揭示化感作用在外来植物入侵扩张中的作用。近年来,很多研究采用此法揭示入侵植物成功入侵的机制(Callaway and Aschehoug,2000; Mallik and Pellissier,2000; Bais *et al.* ,2003; Vivanco *et al.* ,2004; Cappuccino and Carpenter,2005; Carpenter and Cappuccino,2005; Cappuccino and Arnason,2006; Callaway *et al.* ,2008)。这方面的例子以北美入侵植物矢车菊最为典型,还如北美另一种入侵植物葱芥(*Alliaria petiolata*),通过生物地理化感比较法的研究发现该植物在北美对伴生蔷薇科植物 *Geum laciniatum* 的化感抑制作用要明显强于对其源发地欧洲的伴生同属植物 *Geum urbanum*(Prati and

Bossdorf,2004)。深入的机制研究发现,葱芥对入侵地植物的丛枝菌根(AM)呈现更强的抑制作用,这可能与葱芥提取物中的类黄酮组分有关,而丛枝菌根的受抑制对于本地植物显然是不利的(Callaway *et al.*,2008)。生物地理化感比较法基本解答了入侵植物化感作用的两个基本问题,即在入侵地化感作用是否存在,及化感作用是否是促进外来植物入侵扩张的重要因素。但是,此方法主要以同质种植园(common garden)试验为基础,即将不同地区的植物移植到某一特定小区内进行试验。这时有可能因为不同地区的环境因子差异导致供体或受体植物生长发育受影响,而给化感作用检测的结果带来误差。此外,该方法还需要更多的伴生植物为受体对象进行对比检验研究,因为在入侵植物实际的入侵地,是有多种伴生植物与之共存的。因此,生物地理化感比较法还需要结合传统的化感研究方法,综合比较评估入侵植物的化感作用机制。

三、入侵植物的化感物质解析

植物的化感作用是通过向环境释放化学物质而实现的,这些起作用的化学物质称为化感物质(Rice,1984)。植物化感物质在自然状况下,主要有四种途径进入环境:① 植物向体外释放挥发物质,② 雨雾从植物表面淋溶,③ 植物从根部分泌,④ 植物残株或凋落物分解。对于挥发性和雨雾淋溶化感物质只涉及植物的地上部,且雨雾和风是植物自然生长过程中的常发因子,确证这两种途径的化感物质相对来说较准确。而研究植物根系分泌和残株分解两种途径的化感物质相对来说就复杂得多,主要因为这两种途径涉及土壤和微生物的作用,很难分辨化学物质是植物产生的,还是微生物作用的结果(孔垂华和胡飞,2001; Rice,1984),这一特性决定了入侵植物化感物质研究的现状,即在根际化感物质解析方面存在一定的难度,而处于不断的方法技术探索和学术思想争论之中。关于植物化感物质的分离鉴定和定量分析在国内外很多专著中已见,本文不再赘述,这里主要围绕外来植物化感作用中化感物质的解析过程,结合近年研究进展加以分析和讨论。

1. 矢车菊与儿茶酚的故事

如前文所述,大量研究证实化感作用是促进矢车菊在北美入侵扩张的重要因素,但对于矢车菊根际主要化感物质的定性和定量认识,近年来成为一些生态学家关注和争论的焦点。Callaway 和 Aschehoug(2000)以及 Bais 等(2003)应用室内营养基质培养法从矢车菊根系中分离并生测跟踪,发现并指出该杂草的主要毒性化感物质为(-) - 儿茶酚,且在野外土壤中采样的结果表明其自然浓度足以导致伴生杂草的发育受显著抑制,他们还从生理生化到基因组水平揭示了该物质对拟南芥的作用机制,这些研究先后在 Science 杂志上两度发表,特别是一种物质揭示矢车菊的成功入侵,引起了极大的反响和许多生态学家的关注。随后 Stermitz 等(2003)应用同样的方法从矢车菊另一个同属种中采用同一方法发现了化感物质 7,8 - 苯并黄酮。因为在取样、分析方法和检验技术上的一些差异,特别在室内研究与野外土壤含量方面的脱节,使得上述研究成果最近受到了严重的挑战和质疑

(Blair *et al.*,2005；2006)，如采用上述同样的分析技术和方法，检验儿茶酚在野外的实际浓度及其对同一受体植物的作用，发现了与前面工作完全相驳的结果，即儿茶酚田间浓度远没有报道的那么高，且对伴生丛生杂草的致死毒性浓度也要比原先报道的高十倍。Perry 等(2007)针对上述疑问，通过对北美 11 样点采集一年共 402 个土壤样品的监测结果分析表明，儿茶酚在北美土壤中的浓度存在明显的时空动态变化，仅仅在极少数样点发现比较高的儿茶酚浓度，讨论认为可能儿茶酚具有一定的土壤积聚效应或降解较慢，且最新研究发现矢车菊在北美的化感物质降解速度较慢，而在其源发地欧洲的矢车菊根部却具有一种能将儿茶酚快速降解的细菌(*Acinetobacter calcoaceticus*)(Inderjit *et al.*,2008)，这样可能存在对受体植物的脉冲作用机制，但这有待于进一步的研究证实。因此，Perry 等(2007)指出以往对于儿茶酚在矢车菊入侵中的作用可能有点夸大了，有必要重新评价其生态作用。为此，Blair 等(2009)以儿茶酚为例强调了化感物质研究中分析技术的重要性。

2. 入侵植物根际化感物质的解析要点

上述关于化感物质的研究争论，可见入侵植物根际化感物质的定性定量揭示是一个难点问题，也是入侵植物化感作用深入研究的瓶颈。实际上，在入侵植物根际化感物质的解析方面，应基于入侵植物对野外自然条件下伴生植物或土壤微生物具有化感作用的现象，结合受体植物及其根际土壤综合分析其根际化感物质，才更具有生态学意义(孔垂华和徐效华,2003；Inderjit and Callaway,2003)，而不能仅仅依赖于室内人工条件下筛选的可能的化感物质。另一方面，植物在不同发育阶段或应对不同胁迫时往往产生不同的生物活性物质，这表明植物化感作用一般也不可能是一个物质在起主要作用。仍以矢车菊为例，该植物可能释放大量儿茶酚到土壤中去，也可能是由于其他同时被释放的物质在其中起着增效的作用。因为，化感物质在混合后往往能起到协同或拮抗的作用。因此探索矢车菊根系中除了儿茶酚以外的化感物质，可能比仅仅证实儿茶酚的存在和有效性与否更有意义，比如其根系分泌的糖类、蛋白质和其他次生代谢物质，都有可能对土壤微生物生态产生影响(Inderjit *et al.*,2006)。有研究发现矢车菊受植食者取食后根系分泌物中糖类物质明显增加，从生理上促进了糖基化作用而导致类黄酮物质的增加，这为矢车菊化感潜力的增强奠定了基础，并与试验结果中矢车菊化感作用增强相符。因此，笔者认为，入侵植物根际发生化感作用的物质应从“化感功能物质团”的角度加以分析。

在入侵植物根际化感物质解析的技术方面，首先要注重化感物质合理科学的提取方法，比如提取试剂的筛选和选择，生测对象的代表性。在定量认识上，注意目标物质在土壤中的回收率、阳性和阴性对照的设置，以及标准曲线的应用等(Blair *et al.*,2009)。同时，还要注意目标物质的稳定性，特别是在自然环境条件(如紫外线、pH 和温度等)下的稳定性，这对于田间样品采集是非常重要的，也是判别目标物质在自然环境中是否具有化感效应的重要因素。此外，入侵植物根际化感物质的类型主要有生物化学物质和元素无机物质两大类，其中后者(重金属、

可溶性盐和水生生态系统中的硫)是近年来对化感物质的新认识(Morris *et al.*, 2009)。植物元素型化感作用指一些植物在根际释放一定浓度的某些无机元素,使得伴生植物受到不利影响,而对其自身却无负面作用,这种化感作用对其替代伴生植物起到了正反馈效应(Boyd and Martens,1998)。近来一些研究证实元素化感物质在一些外来植物入侵中起到了重要的作用,如顶羽菊(*Acroptilon repens* L.)分泌的 Zn、柽柳(*Tamarix* spp.)分泌的多种盐类、盐生草(*Halogeton glomeratus*)中的钠盐、俄罗斯蓟(*Salsola iberica*)中的钠盐和冰叶日中花(*Mesembryanthemum crystallinum* L.)中的氯化钠等(Vivrette and Muller,1977; Kloot,1983; Ditomaso,1998; Duda *et al.*,2003)。此外,由于无机元素化感物质一般都是水溶性的,且易于在雨水冲刷下从植物表面进入土壤,稳定性方面也明显比生化类化感物质好,因此在揭示外来植物入侵的化感作用机制方面有着特殊的贡献。

四、入侵植物化感效应对本地植物的作用机制

外来入侵植物的化感作用对本地植物的影响主要存在两种方式,即通过空中挥发物和地上部分淋溶物对本地植物的直接作用,和通过根际化感物质对入侵地土壤营养与微生物群落产生影响,后者是对本地植物所产生的间接作用。近年来,很多研究对入侵植物的化感物质对本地植物直接作用的机制加以揭示,主要围绕受体植物被处理后产生的不同角度的响应,如生理生化水平上的过氧化反应和抗氧化酶系、光合作用、呼吸作用和内源激素含量平衡等(徐涛等,1999; Spring and Hager,1982; Bais *et al.*,2003; Bertin *et al.*,2003; Weir *et al.*,2004; Yang *et al.*,2006;2008)。此外,还有报道从受体植物形态结构的角度研究了入侵植物化感物质的作用机制(张希麟等,1993;杨国庆等,2008b;Kaur *et al.*,2005),这和生理生化角度的研究结果形成了很好的印证。另一方面,从根际土壤环境的变化揭示入侵植物的化感作用机制受到了很多学者的关注,入侵植物主要通过根系分泌物、淋溶物或凋落物分解等对本地的土壤理化环境和微生物群落产生影响(Reinhart and Callaway,2006)。

1. 对入侵地土壤养分的影响

土壤养分对外来植物和本地植物资源竞争的平衡具有重要意义,是外来植物重要的入侵对策,也是控制外来植物进一步扩张的理论依据。大量研究证实入侵植物对本地土壤养分有明显的影响,如不同程度地改变土壤有机碳和土壤氮。化感物质对土壤有机碳的影响则依赖于化感物质与土壤微生物的关系,若化感物质能够作为微生物碳源,可增加微生物的活性,减少土壤有机碳;若化感物质作为微生物抑制剂,土壤有机碳则增加。如入侵杂草红丁香(*Trifolium pratense*)的降解残渣减少土壤中的溶解有机碳,而银胶菊(*Parthenium argentatum*)土壤中存在的高浓度酚酸则抑制微生物的活动,提高了土壤有机碳的含量(Ohno and Doolan,2001)。入侵植物对本地土壤氮含量的影响一般呈三种格局(增加、减少和没有影响),在对土壤总氮含量影响上,一些研究表明外来植物入侵增加了入侵地土壤总氮含量(Asner

and Beatty,1996; Yelenik *et al.* ,2004);另一些研究则报道外来植物减少了其入侵地土壤总氮(Trent *et al.* ,1994; Christian and Wilson,1999);还有一些研究发现外来植物没有改变入侵地土壤总氮(Otto *et al.* ,1999; Porazinska *et al.* ,2003)。对土壤无机氮(铵态氮和硝态氮)的影响同样存在这样的格局(Kourtev *et al.* ,1999;2003; Windham and Ehrenfeld,2003; Yelenik *et al.* ,2004; Wolf *et al.* ,2004)。不同的入侵植物对土壤中不同养分元素的影响不同,可能与入侵植物自身生物特性和当地生境的养分输入有关,如一年生入侵植物会通过自身的残体分解增加土壤养分,而多年生入侵植物的扩张蔓延则消耗大量养分(Asner and Beatty,1996; Duda *et al.* ,2003)。养分获得对入侵植物的生长、扩张有决定作用,入侵植物对土壤养分的影响可能与其养分获得是一个相互促进的过程(Li *et al.* ,2006),但目前的研究没有把入侵植物对土壤养分的影响与入侵植物对养分的吸收联系起来,因此需要进一步的研究来证实入侵植物对土壤养分的影响与外来植物入侵机制的关系。值得注意的是,外来入侵植物对土壤养分的影响与其对土壤微生物群落的影响同时存在于入侵的整个过程,土壤微生物群落结构和功能的变化可以改变土壤养分循环,促进入侵植物养分吸收。

2. 对入侵地土壤微生物的影响

土壤微生物直接参与凋落物分解、根系养分吸收等土壤生态系统过程,其群落性质改变对土壤生态系统的稳定性和功能有重要影响。但由于土壤微生物群落结构的复杂性及土壤微生物生态学研究方法的限制,有关植物入侵对土壤微生物群落结构影响的研究还有待进一步加强(Saggar *et al.* ,1999; Belnap and Phillips,2001; Kourtev *et al.* ,2002;2003; Duda *et al.* ,2003; Ravit *et al.* ,2003)。

从群落水平上,一些研究发现外来植物入侵后显著改变了本地土壤微生物群落结构与功能,如北美外来植物日本小檗(*Berberis thunbergii*)和柔枝莠竹(*Microstegium vimineum*)与土著越橘属植物(*Vaccinium* spp.)的根际土(rhizosphere soil)与非根际土(bulk soil)中微生物群落的结构与功能存在明显差异,而把这两种入侵植物种植在没有入侵过的土壤中后,发现土壤微生物群落结构和功能确实发生了改变(Kourtev *et al.* ,2002;2003)。再如北美扩散矢车菊根系释放的具有杀菌作用的化感物质 8－羟基喹啉(8－hydroxyquinoline),能显著引起本地土壤微生物群落的变化(Vivanco *et al.* ,2004)。还有研究发现,入侵植物显著改变了本地植物根际微生物群落结构,而对自身根际微生物无明显影响。如入侵植物紫锥菊(*Vaccinium myrtillus*)枯枝落叶腐质中的酚酸类化感物质在自然浓度下对自身根际的共生真菌子囊菌(*Hymenoscyphus ericae*)基本没有影响甚至有刺激生长的作用,但对伴生植物欧洲云杉(*Picea abies*)的共生真菌(*Hebeloma crustuliniforme*)却具有明显的抑制作用(Souto *et al.* ,2000)。还如入侵植物霞草(*Gypsophila paniculata*)的根系分泌物显著抑制了伴生植物苜蓿(*Medicago sativa*)的两类根际主要细菌(金色单胞菌 *Chryseomonas* spp. 和假单胞菌 *Acinetobacter* spp.),而其自身根际的细菌(*Aquaspirillum* spp.)成为主要种群(Fons *et al.* ,2003)。北美入侵植物葱芥

(*Alliaria petiolata*)根系分泌和残体分解在土壤中不断沉积芥子油苷(glucosinolate)类物质,引起土壤微生物群落的改变,导致本地植物菌根真菌群落衰落和功能崩溃(Vaughn and Berhow,1999;Callaway *et al.*,2008)。但是,上述研究主要集中于入侵植物对土壤微生物群落的作用,而较少评估改变的微生物群落对本地植物的影响,但这恰恰是综合评估外来植物入侵机制的重要内容。如 Yu 等 (2005)和 Niu 等(2007)研究发现紫茎泽兰重度入侵地土壤细菌群落特征出现了明显的变化,且试验证实受影响后的土壤对伴生植物表现出抑制作用。他们提出土壤微生物群落可能在外来植物与本地植物的关系中起到了重要的"桥梁"作用,外来植物可以通过改变入侵地土壤微生物群落结构阻碍本地植物的生长和更新。

对一些特殊功能性微生物(如对入侵植物或本地植物有益或有害的微生物)的影响方面,有研究发现入侵植物根际化感物质能显著抑制土壤中一些病原菌的生长。Kong 等(1999)研究表明,胜红蓟挥发油的主要成分胜红蓟素及其衍生物,单萜和倍半萜类化合物对植物致病真菌抑制活性非常显著,胜红蓟产生并释放到土壤中的黄酮类物质对疮痂病菌(*Elrimoe fasvtts*)、炭疽病菌(*Colklotrichum gloeor-porimder*)、白粉病菌(*Oidsum tingitaninum*)和烟煤病菌(*Capondium cite*)等柑橘园主要病原真菌具有抑制活性(Kong *et al.*,2004b)。Bais 等(2003)发现,扩散矢车菊根部分泌的儿茶酚对根部的病原菌具有抗菌活性,能够促进扩散矢车菊的入侵。最新的研究还发现,入侵植物飞机草能够在根系积聚对自身无明显影响却对伴生植物有显著抑制作用的病原菌团,从而延伸出入侵植物通过改变土壤微生物入侵的一个重要假说(Eppinga *et al.*,2006; Mangla *et al.*,2008)。

五、环境因子对入侵植物化感作用的影响

外来植物在入侵地带对伴生植物产生化感作用,必然处于一定的环境因子之中,表现为在不同入侵地带(地理气候条件改变)或人为控制措施(生物防治、机械防除)时,这些环境因子将相对发生改变,这些环境因子改变肯定对入侵植物的化感作用产生影响,如促进或抑制其化感作用,而对于我们动态认识入侵植物的化感作用机制以及入侵植物控制策略的变革认识有重要的意义。

基于"天敌逃逸假说",很多学者提出从源发地引进天敌以控制本地外来入侵植物,但最终控制效果不一(Inderjit *et al.*,2005)。值得关注的是,天敌取食胁迫后对入侵植物的化感作用影响如何,特别是在一些天敌控制效果并不力的情况下。以我国入侵杂草紫茎泽兰的引进天敌泽兰实蝇(*Procecidochares utilis*)为例,自 1984 年 8 月中国科学院昆明生态研究室从西藏聂拉木县樟木区发现、采集并引进了泽兰实蝇到昆明来防治紫茎泽兰至今已有 20 多年的时间(张智英等,1988),由于种种原因泽兰实蝇在我国对紫茎泽兰的防治效果并不理想(李爱芳等,2006),而它们对紫茎泽兰的野外寄生却是较为普遍的。这一情况与紫茎泽兰在我国仍以每年数十千米向西北扩张的现状形成了鲜明的对比。由此,我们有必要重新认识泽兰实蝇与紫茎泽兰入侵扩张的关系,如是否泽兰实蝇取食增强了紫茎泽兰对本

地植物的化感抑制作用,而这在别的入侵植物中得到了证实。如北美入侵植物 *Pastinaca sativa*,在引进了专食性天敌 *Depressaria pastinacella* 后,其体内的植物毒性物质含量显著增加,可以推测这增强了它对本地伴生植物的化感潜势,促进了它的扩张(Zangerl and Berenbaum,2005)。也有研究发现矢车菊在被天敌取食后明显增加了对入侵地带植物的资源竞争力和化感作用,并推测天敌攻击刺激了矢车菊的补偿效应(Ridenour and Callaway,2003; Thelen *et al.*,2005)。但其他研究发现入侵植物被天敌胁迫后,其化感作用并不改变或下降,如 Norton 等(2008)的试验发现了与上述天敌胁迫刺激矢车菊化感和竞争作用相反的结果。再如胜红蓟被白粉菌(*Erysiphe cichoracearum*)侵染或被棉蚜(*Aphis gossypii*)取食后,其挥发性化感作用反而下降(Kong *et al.*,2002)。这表明,天敌因子对入侵植物化感作用影响机制的规律不一,可能与天敌本身的性质、取食胁迫强度或入侵植物不同部位化感作用表达强度等因子有关。

外来植物入侵扩张过程中的生境是多样的,故本地可用资源与植物群落可入侵性的关系一直以来是外来植物入侵机制揭示的一个热点问题。一般来说,根据波动性资源假说(Davis *et al.*,2000),本地可用资源增加将促进外来植物的入侵。但本地可用资源贫乏和外来植物入侵性的关系如何,却有待于进一步探索。实际上,植物在资源有限或胁迫的条件下常出现次生代谢物质增加的现象,而化感物质作为次生代谢物质的一类,也具有因资源贫乏而分泌增加的趋势。很多研究也都指出,营养胁迫促进植物化感物质增多、化感作用增强,在机制上可能是有些化感物质(如酚类、酸类物质)有助于植物吸收 N、P 以及金属离子等营养元素,提高抗逆性等生理作用,从而增强了植物在逆境条件下的相对竞争能力,对其他植物就会产生间接的抑制作用(孔垂华等,2000; Kong *et al.*,2004a)。因此,如果化感作用在某个外来植物入侵中起着重要的推动作用,那么我们可以初步推测在本地资源贫乏时也可以促进外来植物入侵,但这些还有待于进一步的试验和研究加以证实。

六、基于外来植物化感作用的控制对策

化感物质是外来植物对本地植物发生化感排挤作用的“元凶”,因此在外来植物的控制策略上,一方面探索化感物质产生的上游代谢机制,如采用分子技术定位其化感物质编码的主效基因,则可以通过调控目标基因的表达以阻止入侵植物化感物质的分泌,达到控制入侵植物化感扩张的目的。这方面的研究目前还刚刚起步,如有研究探明编码矢车菊的化感物质儿茶酚合成酶的基因,这些酶主要是查耳酮合成酶、黄烷酮醇还原酶和无色花色素还原酶(Baldwin,2003)。还有研究报道了紫茎泽兰化感物质相关的类黄酮 3′-羟化酶基因的克隆、序列分析和原核表达(黄文坤等,2007)。此外,入侵植物的化感物质作为具有特殊生物活性的化合物,也可用于农作物病虫害防治和杂草控制等目的,以达到变相利用外来入侵植物控制的目的。另一方面,作为外来入侵植物的化感物质,具有一定的进化特性(Blossey and Nötzold,1995),如果该物质也是本地同属植物进化史中普遍产生的

物质，就意味着本地伴生植物对它的生理适应性会很快产生。Callaway 等(2005)就此提出了入侵后适应性，如北美几种本地植物在经历了矢车菊入侵后，呈现出对矢车菊中儿茶酚较强的忍耐性，而这在没经历被入侵过程的植物中是没有的，这为入侵植物的替代控制对象的选择奠定了基础。

前文论述表明，入侵植物的根际化感作用能显著改变本地土壤养分和微生物群落，受影响后的土壤环境对入侵植物偏利而对本地植物不利。这一特性为开展入侵植物的替代控制提供了理论依据，如在紫茎泽兰的替代控制方面，已有研究发现，喜树(*Camptotheca acuminata*)可能通过根际分泌物破坏了紫茎泽兰根系周围的真核微生物群落，导致在喜树和紫茎泽兰混栽体系中根际真菌的数量明显降低，从而制约了混栽体系中紫茎泽兰植株的过度蔓延(祖元刚等，2006)。另一方面，在对具有化感作用的外来植物入侵的区域进行生态恢复时，要考虑对土壤等进行改良，降低土壤中的化感物质浓度，并选用对它的化感物质耐受的植物种类。

七、结语

外来有害植物入侵扩张的机制是复杂和多样的，而基于植物化感作用揭示这一机制近年来受到大量生态学家的重视。植物化感作用是一些外来植物在本地入侵扩张的“新颖武器”，但针对这一现象的证实要综合传统的植物化感研究方法和生物地理比较法；对其中化感物质的定性、定量认识要基于野外实地的试验证据和室内严密的实验方法；根际土壤环境变化是外来植物对本地植物的化感作用机制揭示的重点和难点，应紧扣外来植物的入侵性和植物根际化感作用的综合性；对以化感作用为主要扩张推动力的外来植物，要紧密联系入侵地的实际环境因子作用，综合分析其入侵机制。当然，化感作用仅仅是外来植物入侵扩张多种推动因素中的一种，其实际贡献大小还依赖于其他因子的作用，比如资源竞争、入侵进化和本地可入侵性等。

参考文献

黄文坤，程红梅，郭建英，高必达，万方浩. 2007. 紫茎泽兰类黄酮 3′-羟化酶基因的克隆、序列分析和原核表达. 植物生理学通讯，43：821-826.

孔垂华，胡飞. 2001. 植物化感(相生相克)作用及其应用. 北京：中国农业出版社，165.

孔垂华，徐涛，胡飞，黄寿山. 2000. 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制. 生态学报，20：849-854.

孔垂华，徐效华. 2003. 有机物的分离和结构鉴定. 北京：化学化工出版社，48.

孔垂华. 1998. 植物化感作用研究中应注意的问题. 应用生态学报，9：332-336.

李爱芳，高贤明，党伟光，黄荣祥，邓祖平，唐和春. 2006. 泽兰实蝇寄生状况及其对紫茎泽兰生长与生殖的影响. 植物生态学报，30：496-503.

万方浩，郭建英，王德辉. 2002. 中国外来入侵生物的危害与管理对策. 生物多样性，10：119-125.

万方浩，郑小波，郭建英. 2005. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京：科学出版社，13.

徐汝梅,叶万辉. 2003. 生物入侵——理论与实践. 北京:科学出版社,32.
徐涛,孔垂华,胡飞. 1999. 胜红蓟化感作用研究Ⅲ. 挥发油对不同营养水平下植物的化感作用. 应用生态学报,10:748-750.
杨国庆,万方浩,刘万学. 2008a. 入侵杂草紫茎泽兰的化感作用研究进展. 植物保护学报,35:463-468.
杨国庆,万方浩,刘万学. 2008b. 紫茎泽兰淋溶主效化感物质对旱稻幼苗根尖解剖结构的影响. 植物保护,34:20-24.
杨国庆,万方浩,刘万学. 2008c. 紫茎泽兰水提液的化感潜力及其渗透压的干扰效应. 生态学杂志,27:2 073-2 078.
于欣源,杨晓虹,周小平. 2005. 菊科植物化学成分及药理作用的研究进展. 吉林大学学报(医学版),31:159-162.
余柳青,Fujii Y,周勇军,张建萍,陆永良,玄松南. 2007. 外来入侵杂草空心莲子草与本土杂草莲子草的化感作用潜力比较. 中国水稻科学,21:84-89.
张希麟,王剑文,郑丽屏. 1993. 紫茎泽兰水提液对玉米根系的化感作用——电镜及电子探针初步研究. 云南大学学报(自然科学版),15(增刊 2):112-117.
张玉虎,刘梅芳,凌铁军,魏孝义. 2004. 三裂叶蟛蜞菊中的倍半萜内酯成分及其化感作用. 热带亚热带植物学报,12:533-537.
张智英,魏艺,何大愚. 1988. 泽兰实蝇生物学特性的初步研究. 生物防治通报,4:10-13.
朱世新,覃海宁,陈艺林. 2005. 中国菊科植物外来种概述. 广西植物,25:69-76.
祖元刚,高崇洋,王文杰,杨逢建,刘英,王敏,赵阳国. 2006. 喜树替代紫茎泽兰过程中根际微生物群落特征. 中国科学(C 辑)生命科学,36:459-467.
Abdul-Wahab A. S. ,Rice E. L. 1967. Plant inhibition by Johnson grass and its possible significance in old-field succession. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*,94:486-497.
Adetayo O. B. ,Lawal O. I. ,Alabi B. S. ,Owolade O. F. 2005. Allelopathic effect of siam weed (*Chromolaena odorata*) on seed germination and seedling performance of selected crop and weed species. *Proceedings of IV World Allelopathy Congress*, Australia,348-351.
Asner G. P. ,Beatty S. W. 1996. Effects of an African grass invasion on Hawaiian shrubland nitrogen biogeochemistry. *Plant and Soil*,186:205-211.
Bais H. P. , Vepachedu R. , Gilroy S. , Callaway R. M. , Vivanco J. M. 2003. Allelopathy and exotic plants invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*,301:1 377-1 380.
Baker H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*,5:1-24.
Baldwin I. T. 2003. Finally, proof of weapons of mass destruction. *Science's STKE*,203:42.
Barney J. N. ,Hay A. G. ,Weston L. A. 2005. Isolation and characterization of allelopathic volatiles from mugwort (*Artemisia vulgaris*). *Journal of Chemical Ecology*,31:247-265.
Bartholomew B. 1970. Bare zone between California shrub and grassland communities: The role of animals. *Science*,170:1 210-1 212.
Baruah N. C. , Sarma J. C. , Sarma S. , Sharma R. P. 1994. Seed germination and growth inhibitory cadinenes from *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Journal of Chemical Ecology*,20:1 885-1 892.
Belnap J. ,Phillips S. L. 2001. Soil biota in an ungrazed grassland: response to annual grass (*Bromus tectorum*) invasion. *Ecological Applications*,11:1 261-1 275.
Bertin C. ,Paul R. N. ,Duke S. O. ,Weston L. A. 2003. Laboratory assessment of the allelopathic effects

of feine leaf fescues. *Journal of Chemical Ecology*,29:1 919-1 937.

Blair A. C. ,Weston L. A. ,Nissen S. J. ,Brunk G. R. ,Hufbauer R. A. 2009. The importance of analytical techniques in allelopathy studies with the reported allelochemical catechin as an example. *Biological Invasions*,11:325-332.

Blair A. C. ,Hanson B. D. ,Brunk G. R. ,Marrs R. A. ,Westra P. ,Nissen S. J. ,Hufbauer R. A. 2005. New techniques and findings in the study of a candidate allelochemical implicated in invasion success. *Ecology Letters*,8:1 039-1 047.

Blair A. C. ,Nissen S. J. ,Brunk G. R. ,Hufbauer R. A. 2006. A lack of evidence for an ecological role of the putative allelochemical (±)-Catechin in spotted knapweed invasion success. *Journal of Chemical Ecology*,32:2 327-2 331.

Blossey B. , Nötzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*,83:887-889.

Boyd R. ,Martens S. 1998. The significance of metal hyperaccumulation for biotic interactions. *Chemoecology*,8:1-7.

Callaway R. M. ,Aschehoug E. T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*,290:521-523.

Callaway R. M. ,Ridenour W. M. 2004. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*,2:436-443.

Callaway R. M. ,Cipollini D. ,Barto K. ,Thelen G. C. ,Hallett S. G. ,Prati D. ,Stinson K. ,Klironomos J . 2008. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*,89:1 043-1 055.

Callaway R. M. ,Ridenour W. M. ,Laboski T. ,Weir T. ,Vivanco J. 2005. Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *Journal of Ecology*,93:576-583.

Cappuccino N. ,Arnason J. T. 2006. Novel chemistry of invasive exotic plants. *Biology Letters*,2:189-193.

Cappuccino N. , Carpenter D. 2005. Invasive exotic plants suffer less herbivory than non-invasive plants. *Biology Letters*,1:435-438.

Carpenter D. ,Cappuccino N. 2005. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *Journal of Ecology*,93:315-321.

Christian J. M. ,Wilson S. D. 1999. Long-term ecosystem impacts of an introduced grass in the northern Great Plains. *Ecology*,80:2 397-2 407.

Conway W. C. ,Smith L. M. ,Bergan J. F. 2002. Potential allelopathic interference by the exotic Chinese Tallow Tree (*Sapium sebiferum*). *The American Midland Naturalist*,148:43-53.

Davis M. A. ,Grime J. P. ,Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*,88:528-534.

DiTomaso J. 1998. Impact, biology, and ecology of saltcedar (*Tamarix* spp.) in the southwestern United States. *Weed Technology*,12:326-336.

Dorning M. ,Cipollini D. 2006. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects. *Plant Ecology*,184:287-296.

Duda J. J. ,Freeman D. C. ,Emlen J. M. ,Belnap J. ,Kitchen S. G. ,Zak J. C. ,Sobek E. ,Tracy M. , Montante J. 2003. Differences in native soil ecology associated with invasion of the exotic annual che-

nopod, *Halogeton glomeratus*. *Biology and Fertility of Soils*, 38:72-77.

El-Ghareeb R. M. 1991. Suppression of annuals by *Tribulus terrestris* in an abandoned field in the sandy desert of Kuwait. *Journal of Vegetation Science*, 2:147-154.

El-Keblawy A., Al-Rawai A. 2007. Impacts of the invasive exotic *Prosopis juliflora* (Sw.) D. C. on the native flora and soils of the UAE. *Plant Ecology*, 190:23-35.

Elton C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Chapman and Hall, 78-81.

Eppinga M. B., Rietkerk M., Dekker S. C., De Ruiter P. C. 2006. Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions. *Oikos*, 114:168-176.

Feng Y. L. 2008. Nitrogen allocation and partitioning in invasive and native *Eupatorium* species. *Physiologia Plantarum*, 132:350-358.

Fons F., Amellal N., Leyval C., Saint-Martin N., Henry M. 2003. Effects of gypsophila saponins on bacterial growth kinetics and on selection of subterranean clover rhizosphere bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 49:367-373.

Goel U., Saxena D. B., Kumar B. 1989. Comparative study of allelopathy as exhibited by *Prosopis juliflora* Swartz and *Prosopis cineraria* (L.) Druce. *Journal of Chemical Ecology*, 15:591-600.

Goslee S. C., Peters D. P. C., Beck K. G. 2001. Modeling invasive weeds in grasslands: the role of allelopathy in *Acroptilon repens* invasion. *Ecological Modeling*, 139:31-45.

Hierro J. L., Callaway R. M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 256:29-39.

Inderjit. 2001. Soils: environmental effect on allelochemical activity. *Agronomy Journal*, 93:79-84.

Inderjit, Cadotte M. W., Colautti R. I. 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future//Inderjit. *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects*. Birkhäuser Basel, 19-43.

Inderjit, Callaway R. M., Vivanco J. M. 2006. Can plant biochemistry contribute to understanding of invasion ecology? *Trends in Plant Science*, 11:574-580.

Inderjit, Callaway R. M. 2003. Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and Soil*, 256: 1-11.

Inderjit, Foy C. L. 1999. Nature of the interference mechanism of mugwort (*Artemisia vulgaris*). *Weed Technology*, 13:176-182.

Inderjit, Nilsen E. T. 2003. Bioassays and field studies for allelopathy in terrestrial plants: progress and problems. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22:221-238.

Inderjit, Timothy R., Seastedt, Callaway R. M., Pollock J. L., Kaur J. 2008. Allelopathy and plant invasions: traditional, congeneric, and biogeographical approaches. *Biological Invasions*, 10:875-890.

Kanchan S. D., Jayachandra. 1979. Allelopathic effects of *Parthenium hysterophorus* L. Ⅰ. Exudation of inhibitors through roots. *Plant and Soil*, 53:27-35.

Kaur H., Inderjit, Kaushik S. 2005. Cellular evidence of allelopathic interference of benzoic acid to mustard (*Brassica juncea* L.) seedling growth. *Plant Physiology and Biochemistry*, 43:77-81.

Keay J., Rogers W. E., Lankau R., Siemann E. 2000. The role of allelopathy in the invasion of the Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum*). *Texas Journal of Science*, 52:57-64.

Kennedy T. A., Naeem S., Howe K. M., Knops J. M. H., Tilmanl D., Reich P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417:636-638.

Kloot P. 1983. The role of common iceplant (*Mesembryanthemum crystallinum*) in the deterioration of medic pastures. *Australian Journal of Ecology*, 8:301-306.

Kong C. H. , Hu F. , Xu T. , Lu Y. H. 1999. Allelopathic potential and chemical constituents of volatile oil from *Ageratum conyzoides*. *Journal of Chemical Ecology*, 25:2 347-2 356.

Kong C. H. , Hu F. , Liang W. J. , Peng W. , Jiang Y. 2004a. Allelopathhic potential of *Ageratum conyzoides* at various growth stages in different habitats. *Allelopathy Journal*, 13:233-240.

Kong C. H. , Hu F. , Xu X. H. 2002. Allelopathic potential and chemical constituents of volatile from *Ageratum conyzoides* under stress. *Journal of Chemical Ecology*, 28:1 173-1 182.

Kong C. H. , Liang W. J. , Hu F. , Xu X. H. , Wang P. , Jiang Y. 2004b. Allelochemicals and their transformations in the *Ageratum conyzoides* intercropped the citrus orchard soil. *Plant and Soil*, 264: 149-157.

Kourtev P. S. , Ehrenfeld J. G. , Häggblom M. 2003. Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 35:895-905.

Kourtev P. S. , Huang W. Z. , Ehrenfeld J. G. 1999. Differences in earthworm densities and nitrogen dynamics in soils under exotic and native plant species. *Biological Invasions*, 1:237-245.

Kourtev P. S. , Ehrenfeld J. G. , Haggblom M. 2002. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 83:3 152-3 166.

Li W. H. , Zhang C. B. , Jiang H. B. 2006. Changes in soil microbial community associated with invasion of the exotic weed, *Mikania micrantha* H. B. K. *Plant and Soil*, 281:309-324.

Mack R. N. , Simberloff D. , Lonsdale W. M. , Evans H. , Clout M. , Bazzaz F. A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10:689-710.

Mallik A. U. , Pellissier F. 2000. Effects of *Vaccinium myrtillus* on spruce regeneration: testing the notion of coevolutionary significance of allelopathy. *Journal of Chemical Ecology*, 26:2 197-2 209.

Mangla S. , Inderjit, Callaway R. M. 2008. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology*, 96:58-67.

Marushia R. G. , Holt J. S. 2008. Reproductive strategy of an invasive thistle: effects of adults on seedling survival. *Biological Invasions*, 10:913-924.

Mitchell C. E. , Power A. G. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421:625-627.

Molly E. H. , Eric S. M. 2002. Allelopathic effects and root distribution of *Ceratiola ericoid* (Empetraceae) on seven rosemary scrub species. *American Journal of Botany*, 89:1 113-1 118.

Morris C. , Grossl P. R. , Call C. A. 2009. Elemental allelopathy: processes, progress, and pitfalls. *Plant Ecology*, 202:1-11.

Muller C. H. 1969. Allelopathy as a factor in ecological process. *Vegetatio*, 18:348-357.

Muller C. H. , Haines B. L. , Muller W. H. 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. *Science*, 143:471-473.

Niu H. B. , Liu W. X. , Wan F. H. 2007. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant and Soil*, 294:73-85.

Norton A. P. , Blair A. C. , Hardin J. G. , Nissen S. J. , Brunk G. R. 2008. Herbivory and novel weapons: no evidence for enhanced competitive ability or allelopathy induction of *Centaurea diffusa* by biological controls. *Biological Invasions*, doi 10. 1007/s10530-007-9111-3.

Ohno T. , Doolan K. L. 2001. Effects of red clover decomposition on phytotoxicity to wild mustard seedling growth. *Applied Soil Ecology*, 16 : 187-192.

Otto S. , Groffman P. M. , Findlay S. E. G. , Arreola A. E. 1999. Invasive plant species and microbial processes in a tidal freshwater marsh. *Journal of Environmental Quality*, 28 : 1 252-1 257.

Perry L. G. , Thelen G. C. , Ridenour W. M. , Weir T. L. , Callaway R. M. , Paschke M. W. , Vivanco J. M. 2005. Dual role for an allelochemical : (±) -catechin from *Centaurea maculosa* root exudates regulates conspecific seedling establishment. *Journal of Chemical Ecology*, 93 : 1 126-1 135.

Perry L. G. , Thelen G. C. , Ridenour W. M. , Callaway R. M. , Paschke M. W. , Vivanco J. M. 2007. Concentrations of the allelochemical (±) -Catechin in *Centaurea maculosa* soils. *Journal of Chemical Ecology*, 33 : 2 337-2 344.

Pimentel D. , Lach L. , Zuniga R. , Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50 : 53-65.

Porazinska D. L. , Bardgett R. D. , Blaauw M. B. , Hunt H. W. , Parsons A. N. , Seastedt T. R. , Wall D. H. 2003. Relationships at the aboveground-belowground interface : plants, soil biota and soil processes. *Ecological Monographs*, 73 : 377-395.

Prati D. , Bossdorf O. 2004. Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata*. *American Journal of Botany*, 91 : 285-288.

Qin B. , Lau J. A. , Kopshever J. , Callaway R. M. , McGray H. , Perry L. G. , Weir T. L. , Paschke M. W. , Hierro J. L. , Yoder J. , Vivanco J. M. , Strauss S. 2007. No evidence for root-mediated allelopathy in *Centaurea solstitialis*, a species in a commonly allelopathic genus. *Biological Invasions*, 9 : 897-907.

Ravit B. , Ehrenfeld J. G. , Haggblom M. 2003. A comparison of sediment microbial communities associated with *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* in two brackish wetlands of New Jersey. *Estuaries*, 26 : 465-474.

Reihart K. O. , Maestre F. T. , Callaway R. M. 2006. Facilitation and inhibition of seedlings of an invasive tree (*Acer platanoides*) by different tree species in a mountain ecosystem. *Biological Invasions*, 8 : 231-240.

Reinhart K. O. , Callaway R. M. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170 : 445-457.

Rennea I. J. , Riosb B. G. , Fehmi J. S. , Tracya B. F. 2004. Low allelopathic potential of an invasive forage grass on native grassland plants : a cause for encouragement? *Basic and Applied Ecology*, 5 : 261-269.

Rice E. L. 1984. *Allelopathy*. 2nd ed. New York, USA : Academic Press Inc. , 309-315.

Ridenour W. L. , Callaway R. M. 2003. Root herbivores, pathogenic fungi, and competition between *Centaurea maculosa* and *Festuca idahoensis*. *Plant Ecology*, 169 : 161-170.

Ridenour W. M. , Callaway R. M. 2001. The relative importance of allelopathy in interference : the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, 126 : 444-450.

Saggar S. , McIntosh P. D. , Hedley C. B. , Knicker H. 1999. Changes in soil microbial biomass, metabolic quotient, and organic matter turnover under Hieracium (*H. pilosella* L.) . *Biology and Fertility of Soils*, 30 : 232-238.

Schwartz M. W. 1997. Defining indigenous species : An introduction//Luken J. Q. , Thieret J. W. *Assessment and Management of Plant Invasion*. New York, USA : Springer-Verlag, 8-9.

Souto C. , Pellissier F. , Chiapusio G. 2000. Allelopathic effects of humus phenolics on growth and respiration of mycorrhizal fungi. *Journal of Chemical Ecology*, 26 : 2 015-2 023.

Spring O. , Hager A. 1982. Inhibition of elongation growth by two sesquiterpene lactones isolated from *Helianthus annuus*. Possible molecular mechanism. *Planta*, 156 : 433-440.

Stermitz F. R. , Bais H. P. , Foderaro T. A. , Vivanco J. M. 2003. 7, 8-Benzoflavone : a phytotoxin from root exudates of invasive Russian knapweed. *Phytochemistry*, 64 : 493-497.

Thelen G. C. , Vivanco J. M. , Newingham B. , Good W. , Bais H. P. , Landres P. , Caesar A. , Callaway R. M. 2005. Insect herbivory stimulates allelopathic exudation by an invasive plant and the suppression of natives. *Ecology Letters*, 8 : 209-217.

Tian Y. H. , Feng Y. L. , Liu C. 2007. Addition of activated charcoal to soil after clearing *Ageratina adenophora* stimulates growth of forbs and grasses in China. *Tropical Grasslands*, 41 : 285-291.

Trent J. D. , Young J. A. , Blank R. R. 1994. Potential role of soil microorganisms in medusahead invasion//Monsen S. B. , Kitchen S. G. *Proceedings of Ecology and Management of Annual Rangelands.* Report Number INT-GTR 313, USDA Forestry Service, Intermountain Research Station, Ogden, Utah, USA, 140-142.

Vaughn S. F. , Berhow M. A. 1999. Allelochemicals isolated from tissues of the invasive weed garlic mustard (*Alliaria petiolata*). *Journal of Chemical Ecology*, 25 : 2 495-2 504.

Vivanco J. M. , Bais H. P. , Stermitz F. R. , Thelen G. C. , Callaway R. M. 2004. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry : novel weapons and exotic invasion. *Ecological Letters*, 7 : 285-292.

Vivrette N. , Muller C. 1977. Mechanism of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum crystallinum*. *Ecological Monographs*, 47 : 301-318.

Weir T. L. , Park S. W. , Vivanco J. M. 2004. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology*, 7 : 472-479.

Whittaker R. H. , Feeny P. P. 1971. Allelochemicals : chemical interactions between species. *Science*, 171 : 757-770.

Williamson M. , Fitter A. 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, 77 : 1 661-1 666.

Wilsey B. J. , Polley H. W. 2006. Aboveground productivity and root-shoot allocation differ between native and introduced grass species. *Oecologia*, 150 : 300-309.

Windham L. , Ehrenfeld J. G. 2003. Net impact of a plant invasion on nitrogen-cycling processes within a brackish tidal marsh. *Ecological Application*, 13 : 883-896.

Wolf J. J. , Beatty S. W. , Seastedt T. R. 2004. Soil characteristics of Rocky Mountain National Park grasslands invaded by *Melilotus officinalis* and *M. alba*. *Journal of Biogeography*, 31 : 415-424.

Yang G. Q. , Wan F. H. , Liu W. X. , Guo J. Y. 2008. Influence of two allelochemicals from *Ageratina adenophora* Sprengel on ABA, IAA and ZR contents in roots of upland rice seedlings. *Allelopathy Journal*, 21 : 253-262.

Yang G. Q. , Wan F. H. , Liu W. X. , Zhang X. W. 2006. Physiological effects of allelochemicals from leachates of *Ageratina adenophora* (Spreng.) on rice seedlings. *Allelopathy Journal*, 18 : 237-246.

Yelenik S. G. , Stock W. D. , Richardson D. M. 2004. Ecosystem level impacts of invasive *Acacia saligna* in the South African fynbos. *Restoration Ecology*, 12 : 44-51.

Yu X. J. , Yu D. , Lu Z. J. , Ma K. P. 2005. A new mechanism of invader success : Exotic plant inhibits

natural vegetation restoration by changing soil microbe community. *Chinese Science Bulletin*, 50: 1 105-1 112.

Zangerl A. R. , Berenbaum M. R. 2005. Increase in toxicity of an invasive weed after reassociation with its coevolved herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 102: 15 529-15 532.

药用植物化感作用：连作障碍及资源保护

第 12 章

高微微[1]

摘　要

药用植物是以自身所含的次生代谢产物为应用目标的植物，与其他作物相比，在物种多样性、生产方式、次生代谢产物含量以及质量评价等方面都具有自身的特点。因此，药用植物的化感作用研究策略和重点也与农作物有所差别。本章通过对近年来药用植物化感作用的研究现状以及存在问题的总结，借鉴国内外在植物化感作用理论及技术方面的研究成果，从物质基础和生态学观点出发，针对药用植物资源和栽培的特点，提出鉴定化感物质，研究其特异性及协同作用是探讨药用植物化感作用的基础性工作，而人工生态系统中栽培药材的连作障碍和自然生态系统中野生药材的再生障碍现象则是药用植物化感作用的研究重点。从植物化感作用的角度探讨药用植物栽培生产和资源濒危中存在的问题，有望为克服连作障碍、保护野生资源从而实现中药产业的可持续发展提供新的思路和途径。

---

① 中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所，北京 100193，E-mail：wwgao411@ sina. com

前言

中药在我国有着上千年的应用历史，为中华民族的繁衍生息做出了巨大的贡献。目前，中国依然是世界上最主要的药用植物生产国、使用国和出口国，中药在我国卫生健康领域中占有举足轻重的位置。传统中药绝大部分来源于植物，据1985—1989年全国中药资源普查统计（中国药材公司，1995），我国中药资源的种类达到12 772种，其中药用植物为11 118种，占87%以上，药用植物资源的可持续利用是整个中药产业健康发展的基础。

随着市场对中药需求量的不断增加，如何保证中药原料的可持续供应成为中药产业的核心问题。过度采挖和生存环境的破坏导致大量的野生药材资源遭到严重破坏，许多珍贵的药用植物物种已处于濒危状态。与此同时，栽培药材则面临着品种退化、质量下降和连作障碍等诸多问题。药用植物资源研究中的生态问题包括栽培地的可持续利用、野生药材的抚育与种群建成、野生药材变为人工栽培过程中的适应性与安全性问题、次生代谢产物（特别是药效成分）的生态功能和环境因子对中药材质量的影响等。对这一系列问题的解决，药用植物的化感作用不容忽视。近20年来，植物化感作用无论从方法学还是在研究深度方面都有了长足的发展，越来越多的研究证据表明，植物化感作用在自然及农林生态系统的平衡与变化中具有重要意义，因而药用植物的化感作用在中药栽培以及资源保护和利用方面的意义也逐渐受到关注，并成为发展最为迅速的研究方向之一。本章通过综述近年来药用植物化感作用的研究现状及存在的问题，提出中国药用植物化感作用的研究思路、内容及重点方向，为今后探讨解决中药资源可持续利用中的诸多生态问题提供有效途径。

一、药用植物的特点及生产现状

药用植物从广义上讲是指可作为药用的植物总称，是传统的中药中数量最多的类群。《中华人民共和国药典》收载的555种药材中，植物来源的（包括真菌类）就有479种（国家药典委员会，2005）。目前市场上供应的药材包括野生资源和人工栽培两部分。常用的500多种植物药材有60%的商品主要来源于野生资源。随着天然药物需求量的迅速增长，野生的药用植物资源已经不能满足需要，通过人工栽培扩大药材生产不仅是药用植物资源保护的主要途径之一，也是解决用药供需矛盾的根本措施。我国中药材种植面积由20世纪50年代初的60万亩发展到现在的800万亩，栽培药材的年生产量约占药材年收购总量的40%（中国药材公司，1995）。药用植物与其他农作物相比，在物种和化学组成多样性、分布和种植的地域性以及注重产品质量等方面有着鲜明的特点。

1. 物种和化学组成多样性

药用植物种类达到1万种以上，就栽培的药材来看，中国农业出版社出版的《中国药用植物栽培学》记载的230多种栽培药材（包括真菌类）在植物分类学上

分属于88个科201个属，生长环境几乎包括所有的气候带。不同药材的生物学特性差异悬殊，栽培方式各有不同（中国医学科学院药用植物研究所，1991）。野生药用植物资源的种类远远多于栽培药材，但产量相对小，物种濒危问题严重。另外，药用植物次生代谢产物的种类和含量也比一般作物丰富，包括糖苷类、苯丙素类、萜类、醌类、黄酮类和生物碱类等多种化合物类型。多样性的特点决定了药用植物化学生态学的研究无法面面俱到，需要重点关注的是资源保护和栽培生产上问题严重的品种。

2. 分布和种植具有地域性

大部分药用植物对环境有较强的适应性，全国多数地区均可以栽培，如薏苡、板蓝根、丹参等。但还有许多药材的质量不仅受品种而且受环境的影响较大，特别是"道地药材"。道地药材是指在一定自然条件、生态环境的地域内所产的药材，由于长期生长在特定的环境中，形成了对当地环境条件的适应性以及独特的特性，品质和疗效得到广泛认可。如河南的"四大怀药"（怀牛膝、怀地黄、怀山药、怀菊花）、安徽的"四大皖药"（白芍、菊花、茯苓、牡丹皮）、浙江的"浙八味"（浙贝母、麦冬、玄参、白术、白芍、杭白菊、延胡索、温郁金），以及产于吉林的人参、宁夏中宁的枸杞、云南文山的三七、四川灌县的川芎、四川江油的附子、甘肃岷县的当归等。道地药材的产区都是在漫长的历史实践中逐渐形成的，其栽培技术和药材加工等具有明显的地域性，对环境条件的要求较为严格，是中药材生产的重要特点（肖小河等，2009）。由于道地药材种植的区域有限，在土地的可持续利用中的连作障碍问题，就成为最重要的研究课题。

3. 产品注重质量

药用植物以其所含的次生代谢产物为应用目标，与产量相比，药材的质量更为重要，质量不合格则难以保证疗效。各种环境因子对药用植物次生代谢产物——药效成分的影响，药用植物体内的次生代谢产物与代谢到体外的是否具有相关性及其代谢过程中发生的转化等内容，应该是药用植物化学生态学研究中所关注的重点。

二、药用植物化感作用研究现状

中药材生产是中国的特色产业，国外相关的研究极为有限，涉及化感作用的研究报道更是屈指可数。我国药用植物化感作用研究起步非常晚，2001年国家自然科学基金第一次资助药用植物化感作用方面的项目"西洋参化感作用及其轮作效应的研究"，以后又有人参和地黄等药用植物的连作障碍研究陆续受到资助。化感作用在中药材生产过程中的意义开始得到业内及相关领域的重视。科技部在中医药领域"十一五"科技支撑项目中，也开始将中药材种植地的可持续利用列为攻关方向，连作障碍和化感作用是其中重要的研究内容。以"化感作用"和"化感物质"为关键词，在中国期刊全文数据库（CNKI）中进行检索，2003年有关药用植物化感方面的研究仅有1篇关于薄荷（*Mentha haplocalyx*）的报道（张远莉等，2003），

2007 年增加到 10 篇,至 2008 年已上升到 20 篇。在过去的 8 年里,有越来越多的科研工作者介入药用植物化感作用的研究中,药用植物化感作用研究也取得了明显的进展。

1. 药用植物自毒作用与连作障碍

植物化感作用是植物种间、种内通过化学物质发生的相互作用,当这种化学作用发生在同种植物之间并表现为抑制现象时,则被称为自毒作用(autotoxicity)(Rice,1984)。植物产生自毒物质的原因目前尚未阐明,但普遍认为自毒作用在自然生态系统中植物种群的自我调节和生存竞争中起重要作用,对作物而言,自毒作用在农业生态系统中的化学调节功能有可能影响其连续种植的效果,即导致连作障碍(Singh *et al.* ,1999)。

连作障碍是指在同一块土壤中连续栽培同种作物时,出现生长势减弱、病虫害严重、产量降低的现象。连作障碍在农作物、园艺作物和人工林木种植中普遍存在,在中药材生产上,多数药用植物均不能重茬连作。特别是占栽培药材 70% 的多年生根及根茎类药材,其连作障碍问题尤为严重,表现最为突出的是五加科的人参属植物。种过人参的土壤,需要 20 ~ 30 年的恢复期才能再种人参;西洋参和三七种植的间隔期也均要 8 ~ 10 年时间,老参地的再植问题一直没有得到根本解决(简在友等,2008)。此外,百合科的贝母和百合、玄参科的地黄、桔梗科的桔梗和伞形科的当归等也是连作障碍比较严重的药材。由于中药材生产具有道地性的特点,环境和栽培土壤对道地药材的质量具有重要影响(赵杨景等,2002;张重义等,2003),能够满足特定药材种植要求的土地十分有限,连作障碍已成为许多道地药材可持续发展的限制因子。土壤养分消耗、土壤理化性质改变、植物毒素积累,以及病原菌数量增加被认为是引起连作障碍的主要原因,但长期的实践发现,通过土壤施肥和土壤熏蒸灭菌等措施并不能完全解决重茬减产的问题。近年来随着对植物化感作用认识的加深,对一些连作障碍严重的药材如人参、西洋参、三七、地黄、苍术、附子、丹参和百合等重茬地中植物毒素积累,即自毒作用的研究逐渐开展起来,期望从新的角度探讨连作障碍的原因与答案。

不少研究证实,种植过药材的土壤中存在自毒物质。陈长宝等(2006)以人参(*Panax ginseng*)根际土壤提取物处理新森林土,处理组人参出苗率和须根数显著降低,种子中淀粉酶活性、根系生活力降低,黑斑病和锈腐病发病率显著上升,由此推测老参地土壤中含有促进人参病害发生和抑制人参生长的自毒性物质,从而导致人参生长障碍。赵杨景等(2002)研究发现西洋参(*Panax quinquefolius*)茎叶、须根和根系分泌物中存在活性较高的自毒物质,当自毒物质在土壤中含量为 1 g/kg 时,4 年生西洋参则不能生长,含量为 0.2 g/kg 时,存苗率降低 25% 。He 等人(2009)采用活性跟踪的方法,从西洋参须根中分离鉴定了香豆酸等 9 种酚酸,对西洋参胚根生长均具有抑制作用,高效液相色谱(HPLC)测定结果表明,种植 4 年西洋参土壤中这些自毒酚酸可以达到活性浓度,推测自毒作用是造成西洋参连作障碍的重要原因之一。朱广军等(2007)利用气相色谱 - 质谱(GC - MS)联用技

术,分析了空白地和种植一茬地黄(*Rehmannia glutinosa*)后根区土壤中化感物质的变化,发现种植地黄后土壤中阿魏酸、香草酸和香草醛等酚酸性成分增加,其他增加的化合物还有3-羟基吡啶、甲氧基乙醇和2-羟甲基-1-丁烯醇等。何江华等(2009)测定了地黄块根膨大速率动态变化及根际土壤中阿魏酸、香草酸、香草醛和对羟基苯甲酸含量的动态变化,结果表明只有阿魏酸与地黄块根的膨大趋势一致,即在地黄快速生长时期,根系代谢到土壤中的阿魏酸也较多。

另外,自毒物质在植物的不同器官中含量不同会导致其自毒作用的强弱不同。惠继瑞等(2008)模拟雨水淋溶途径,研究不同发育期的当归(*Angelica sinensis*)地上部及地下部分水浸液对自身种子萌发和幼苗生长的作用,发现当归的自毒作用强弱程度为:营养期>幼苗期>繁殖期>成熟期,而且地上部自毒效应强于根部,各发育期自毒效应具有一定的浓度依赖性,推测雨水淋溶是自毒物质释放的重要途径。孙玉琴等(2008)用培养皿法,测定了三七(*Panax notoginseng*)鲜根水浸提液、三七水培收集液(根系分泌物)和三七总苷对三七、小麦及玉米的化感作用,发现三七水培液对三七和小麦种子萌发存在明显的抑制作用。三七总苷在质量浓度低于1 g/L时,对三七种子根生长表现出促进作用,高于1 g/L时,表现抑制作用。三七鲜根水浸提液对受试的3种作物均有抑制作用,这意味着自毒物质主要存在于三七根组织内。

近年来,更多药用植物的连作障碍现象受到关注,张欢强等(2007)对比了头茬、二茬和三茬附子(*Aconitum carmichaeli*)的植株性状,随着连作年限的增加,连作附子株高、茎粗、母根直径和最大子根直径均出现了不同程度的下降,其中对株高和茎粗的影响极显著,连作障碍影响主要表现在地上部生长势减弱,病虫害加重,产量下降60%~80%。虽然附子连作土壤pH下降,但有机质、全N、有效P、速效K含量升高,说明土壤肥力可能不是连作障碍的主要原因。张辰露等(2005)观察了1~4年不同连作年限地块丹参(*Salvia multiorrhiza*)生长发育情况,发现连作丹参在6—9月生长期间,枯苗率大幅度上升,地上和地下部生长量均下降,根系数量、直径和长度减小,外观畸形,产量降低,有效成分含量降低。同时土壤pH降低,推测丹参连作障碍可能与土壤酸性增加有关。喻敏等(2004)报道土壤速效钾严重亏缺,酸性增强,有机质缺乏,质地黏重,是百合连作的障碍因子,而土壤磷的变化不明显,提出增施钾肥和有机肥,改良土壤酸性是恢复土壤肥力的重要措施。

在克服药用植物连作障碍的措施方面,我国明代的《本草乘雅半偈》(卢子颐,1986)论著中,已有关于地黄不能重茬及轮作作物的记载,“种植之后,其土便苦,次年止,可种牛膝。再二年,可种山药。足十年,土味转甜,始可复种地黄。否则味苦形瘦,不堪入药也”,指出牛膝和山药可以作为地黄的轮作植物。近年来,在建立合理的耕作制度、通过土壤处理克服连作障碍方面,也有少量相关的研究报告,主要是从提高复种指数和光能利用率(王继永,2003),或减轻病虫害的角度进行的(李世东,2006;高微微,2006),由于缺乏植物化感作用的相关基础研究,克服自毒作用的技术措施尚为空白。谭军(2004)报道人参或西洋参与细辛轮作,可以明

显减轻根病发生，提高产量。赵杨景等(2005)报道在前茬为紫苏和施紫苏子土壤上种植西洋参，存苗率分别比对照提高 26.8% 和 11.5%，提示西洋参宜与紫苏轮作。目前，我国各地药材与其他作物轮作、间套作等耕作制度大多建立在生产经验的水平上，理论基础和应用技术等深入的研究报道较少，生产上带有很大的盲目性。

2. 作为供体植物的化感作用

药用植物中含有的多种次生代谢产物对其他作物或杂草的化感作用，也是目前药用植物化感领域中研究比较多的内容。张博等(2008)以甘肃省栽培的重要药用植物黄芪(*Astragalus membranaceus* var. *mongholicus*)、党参(*Codonopsis pilosula*)、黄芩(*Scutellaria baicalensis*)和甘草(*Glycyrrhixa uralensis*)为材料，研究其茎、叶和根不同浓度的水浸液对小麦、黄瓜、萝卜和白菜 4 种作物种子萌发及幼苗生长的影响，结果表明黄芪和党参的化感作用较强，而甘草和黄芩的化感作用较弱，供试中草药地下部分的化感作用强于地上部分。卷叶黄精(*Polygonatum cirrhifolium*)是百合科黄精属植物，在秦岭山区普遍作为民间食疗中药，王冬梅等(2007)分别用石油醚、乙酸乙酯、正丁醇和水对其根茎进行萃取，各萃取物对小麦、黄瓜和胡萝卜 3 种受体种子的萌发和幼苗生长的化感效应不同，同一萃取物对小麦幼苗根生长表现出较明显的促进作用，但却对其苗高的生长和种子萌发表现出抑制作用。卷叶黄精根系周围的土壤对小麦的根生长和幼苗生长均有促进作用，而对黄瓜和胡萝卜的种子萌发、根生长和幼苗生长则有抑制作用。邱庆军等(2008)报道番木瓜新鲜叶片及种子浸提液在质量浓度 0.125 ~ 0.25 g/mL 时，对花生和黄豆种子萌发具有不同程度的抑制作用，质量浓度为 0.062 5 ~ 0.25 g/mL 时，对花生、黄豆、绿豆、鬼针草和猪屎豆有抑制作用。另外，在卷丹(*Lilium lancifolium*)(童晓翠等,2008)、百合(*Lilium brownie*)(董沁方和程智慧,2006)、鱼腥草(*Houttuynia cordata*)(张福娣等,2008)、白头翁(*Pulsatilla chiensis*)(朴仁哲等,2007)等药材中的化感作用也有类似报道，只是提取溶剂和供体植物有所差异。药用植物中的药效成分具有化感作用也有少量报道。中药青蒿为菊科植物黄花蒿(*Artemisia aanua*)的地上部分，在我国有近两千年的药用历史，主要用于治疗感冒和疟疾。20 世纪 70 年代初，发现了其中的抗疟成分青蒿素，成为我国开发出的最成功的天然植物药，我国种植的青蒿有很大一部分是作为提取原料并出口。1987 年 Duke 等发现青蒿素可以抑制杂草的生长，以后国内外陆续有青蒿素及青蒿中的其他成分化感作用的报道(Lyden *et al.*,1997;邓思娟等,2008)。何军等(2004)报道提取过青蒿素的青蒿母液的乙醇浸提物对小麦的化感作用呈现出低促高抑的现象，间接证实了青蒿中存在青蒿素以外的化感物质。青蒿的水浸物(赵红梅等,2007)及乙醇提取物(高志梅等,2007)对小麦、燕麦、黄瓜、萝卜和白菜等作物的种苗具有抑制作用，青蒿水提取物抑制燕麦体内多酚氧化酶(PPOD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等抗性酶的活性，但提高苯丙氨酸解氨酶(PAL)的活性(郭鸿儒等,2008)。药用植物有效成分具有化感作用的报道还有穿

心莲内酯(andrographolide)和乙酰化的乙酰穿心莲内酯(acetyl andrographolide),当测试质量浓度在0.5~4.0 mg/mL时,二者对小麦、萝卜、青菜和黄瓜种子萌发、幼苗根和苗的生长均呈现“低促高抑”现象,两种化合物在相同浓度下对不同作物及相同作物的种子萌发和幼苗生长呈现不同作用(樊安利等,2006)。

综上所述,药用植物化感作用研究总体上仍处于起步阶段,在化感作用/自毒作用的确定上多为植物的水浸物或有机溶剂粗提物,生物活性测定多采用室内培养皿方法,化感或自毒物质的分离鉴定还仅限于个别植物。研究深度上与水稻、玉米、苜蓿、向日葵等其他农作物相比尚有很大距离,应用技术上远远不能满足生产的需求,距离指导药材种植或解决生产问题尚有很大的差距。

三、药用植物化感作用研究中存在的问题

1. 关于指导思想

药用植物与化感作用研究关注的对象均为植物次生代谢产物。结构类似的药效成分和化感物质具有相同的合成途径,如酚酸和黄酮类成分均来源于苯丙烷代谢途径,萜类和皂苷均来源于异戊二烯途径。不同的是药用植物主要关注次生产物在植物体内的生物合成和积累,而植物化感作用则关注这些化合物的释放途径及其生态效应。当前药用植物化感作用研究的指导思想存在两个误区:

误区之一,药用植物体内次生产物多,化感作用相应较强。

药用植物中作为药效成分的次生代谢产物有着很好的研究基础,但这些药效成分的植物化感作用研究却极为薄弱。药用植物体内的次生产物并不都具有植物化感或自毒作用。需要明确的是,植物生长过程中体内合成和释放到环境中的次生产物是否具有相关性。Tesfaye 等(2001)在苜蓿上超量表达苹果酸脱氢酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶,发现内源有机酸提高了4.6倍,而根系分泌物中有机酸增加了7.1倍,说明内源次生产物的增加与其释放有一定联系,但目前还没有直接的实验证据证明体内与体外次生产物存在相关性。另外,通过残株分解进入土壤的化感物质,在环境中生物和非生物因子的作用下,大部分会发生降解、聚合和转化,从而造成植物化感作用的强弱发生变化(孔垂华等,2002)。也就是说,药用植物体内的次生产物与通过一定途径释放到体外环境中可产生植物化感作用的次生产物是两个概念,不能混为一谈。

误区之二,降解自毒物质,期待药材能够连续种植。

同一植物次生代谢产物往往具有多种生态功能,如酚酸类自毒物质还具有抑草、抗菌和抗虫等生物活性(高微微等,2006; Xuan *et al.*,2003; Gniazdowska and Bogatek,2005)。对自毒物质的作用需要进行客观综合的评价,简单进行降解不一定带来预期的结果。由于土壤 - 植物 - 微生物之间存在复杂的相互作用关系,对于土壤中的自毒物质,必须在充分了解其各方面的生态效应的基础上,进行合理调控才能达到克服连作障碍、恢复土壤健康的目的。另外,药材种植地的可持续利用不等于连续种植,我国上千年的栽培历史经验表明,土壤培肥和合理轮作均是土壤

恢复的有效方式，但近年来在这些方面的研究相对较少。

2. 关于自毒作用研究

已有研究证实，自毒作用是导致苜蓿、小麦、黄瓜、苹果和桃等多种作物连作障碍的原因之一（Singh *et al.*，1999）。与土壤养分下降、土壤理化性质改变以及病害增加相比，自毒物质在药用植物连作障碍中的作用尚缺乏田间实验证据，一些混淆的地方需要予以澄清。

首先，连作障碍中的自毒作用与异种植物之间的化感作用有所不同。植物化感作用更多的是研究活体植物之间的相互作用，化感物质进入环境的主要途径是通过淋溶、挥发和根系分泌，而连作障碍是前茬作物影响后茬同种作物的正常生长，主要关注的是进入土壤中的自毒物质积累到足以对自身产生毒害的浓度，从而产生重茬作物生长抑制的现象，自毒物质主要来源于残株分解（孔垂华和胡飞，2001）。试想如果植物在生长过程中合成自毒物质并进入土壤，那么首先影响的是当代周围的“亲戚”，其结果势必导致植株密度降低。对田间西洋参多年的观察发现，虽然随着生长年限的增加，田间西洋参存苗数逐渐下降，但多数呈现的是成片缺区，此现象更接近于病害造成的结果。当然也不排除与种苗相比成熟植株对自毒物质的抗性更强的可能。如果土壤中积累的自毒物质主要对种子萌发和幼苗生长有抑制作用，那么对于多年生药用植物，每年春季萌发的新根是否会受到前一年土壤中积累的自毒物质的影响？多年生植物产生的自毒物质在土壤中的积累、转化以及与土壤微生物（主要是病原菌）的关系，植株成株与种苗对自毒物质抗性是否存在差异，都是尚未明确的问题。

另外，植物根内的自毒物质与根系分泌物中的物质有所不同，其自毒作用的强弱亦有所差异。郭兰萍等（2006）发现苍术根茎提取物具有自毒作用，但根际土壤和根系分泌物并不抑制自身种子萌发。当归的根系分泌物与植株提取物的对自身种子萌发和幼苗生长的抑制作用也明显不同（惠继瑞等，2008；李晶等，2008）。用GC－MS分析西洋参根系分泌物与须根水提取物中经过萃取和硅胶柱层析纯化后的活性部位，发现二者的化学组成有很大差异（图12.1）。上述现象意味着残留在土壤中的根系组织分解产物与根系分泌物对后茬作物抑制作用的贡献度不同。

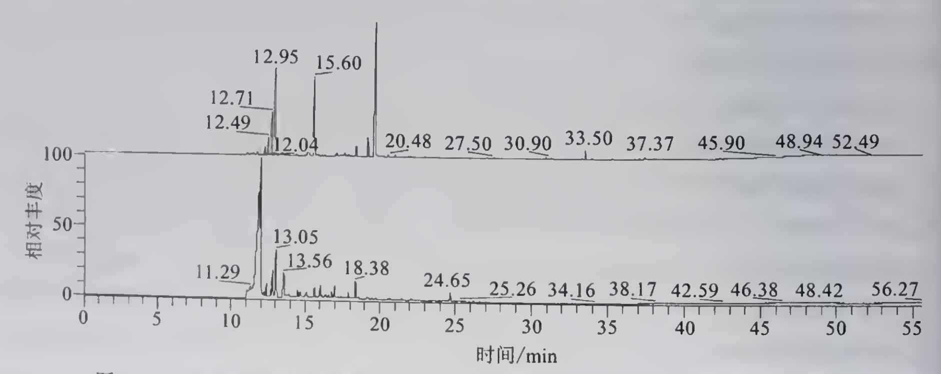


图12.1　西洋参根提取物活性部位（上）及根系分泌物（下）总离子流色谱图

3. 化感作用研究中的方法问题

目前药用植物化感作用研究中,多采用不同溶剂对供体植物进行提取,以粗提物为供试药剂,对供体与受体植物的选择依据很少提及,使得试验带有不同程度的盲目性。问题主要表现在以下几方面:

首先,以有机溶剂对植物进行提取,得到的粗提物的化感作用往往出现复杂的结果,无法给出准确的结论。另外,不同溶剂中包含的只是植物中的部分化合物,与自然情况也有差异。以水浸物为研究对象,虽然更接近于自然情况,但只适合于植物化感作用的初步判断。选择不同极性溶剂进行提取有助于判断活性化合物的性质,是将多种化合物进行分离的最初步骤,再通过进一步柱层析等分离手段,最终分离到并鉴定出明确的化合物,这是药用植物化学研究中使用的最基本的实验方法。然而,由于很多化合物在极性相近的溶剂中,如乙酸乙酯和正丁醇,有互溶的特性,往往会同时分布在不同的溶剂中。另外,粗提物中含有多种成分,既包括起抑制作用的成分,也包括起促进作用的成分以及无效成分,它们往往会相互干扰,于是出现同一提取物对种子萌发、幼苗芽生长、根的生长中作用不同的现象(王冬梅等,2007;朴仁哲等,2007)。当然也不排除受体植物不同部位对化感物质的敏感性不同的情况。

其次,在受体的选择上不尽合理。选择受体植物主要应从两方面进行考虑:一是选择以筛选轮作作物为目的的农作物,大部分中药产区在种植一茬药材后,会用当地的其他作物进行轮作倒茬。如山西党参产区采用玉米/党参或马铃薯/党参为种植模式,有效缓解了连作减产的问题,生产上的经验可以借鉴作为研究的内容。大多数研究者选择莴苣、白菜和萝卜进行生物活性测定,是由于这些作物种子对化感物质敏感,研究结果的实际意义有待探讨。二是选择以开发抑草功能为目的的杂草,从间作药材抑制某种作物田中杂草的角度考虑,应针对目标作物进行选择,如小麦和油菜田的杂草可能会完全不同,供试的杂草也应不同;如果从开发抑草活性物质的角度考虑,大部分实验选择的杂草种类偏少,研究的系统性不够。

另外,化感物质的鉴定仍然是化感研究领域中的难点,往往从源头上制约了化感作用的深入研究。无论在植物体内还是释放到环境中的化感物质一般都是微量成分,这些化感物质的提取、分离和纯化有相当的难度,大部分从事生物研究的实验室难以完成。在研究中使用 GC - MS 的情况较多,由于仪器本身和数据库的局限性,仅与数据库的比对进行化合物鉴定存在一定误差(王朋等,2008)。另外,由于所鉴定的大量物质无法拿到纯化合物,难以进行生物测定,因此,以 GC - MS 的结果作为化感物质的判定显然不够充分。

四、药用植物化感作用研究的重点内容

药用植物在化感物质的鉴定、释放、转化和作用机制等方面与其他植物和作物有共同的研究内容,但根据其自身的特点和实际生产中的问题,又有其不同的关注点和研究重点。人工农业生态系统中的栽培药材,特别是以根或根茎入药的药用

植物，种植年限一般在3年以上，多年生的特性导致这类药材连作障碍极为突出，如何克服连作障碍是药用植物化感作用研究的重点内容。对于自然生态条件下的野生药用植物资源，面临的主要的问题是物种濒危和资源保护，就地保护中的种群更新以及迁地保护中的种群建成维护都涉及药用植物的化感作用。此外，异源或同源的化感物质可能对药用植物有效成分产生影响，直接关系到其产品的质量，但目前这方面的研究几乎为空白。

1. 植物化感作用的物质基础

"化感"的基础是"化"，即植物次生产物，"感"则是"化"的生态作用结果。大多数药用植物次生代谢产物的种类已经被鉴定，这样可以利用已有的植物化学研究结果探讨药用植物的化感作用，甚至直接用药用植物次生产物进行化感活性生物测定或推测化感物质结构与组成。前面提到的青蒿素和穿心莲内酯就是成功的例子，重要的后续工作是要明确药用植物体内与体外次生产物的相关性与差别。

现代科学仪器设备的进步以及化学分析技术的发展，大大提高了从植物中提取、分离、鉴定微量化学成分的效率，目前发现并鉴定的植物次生代谢产物的数量已经超过了100 000（Hartmann *et al.*，2005）。通过HPLC－MS、HPLC－DAD、GC－MS、GC－MS－MS等色谱和质谱－光谱/波谱联用技术可以快速鉴定化感物质的结构，由于可以对纯度不高的微量样品进行测定，从而简化了样品制备的步骤，加快了样品的鉴定速度（Inderjit *et al.*，2005a）。另外，借助各种光学和电子显微镜，通过酶或荧光标记技术可以定位研究根系分泌的化感物质（Duke *et al.*，1994；Bertin *et al.*，2003；Gog *et al.*，2005）。

化感物质的作用机制的研究，以往主要在形态学的整体水平上测定植物体内生理生化指标的变化，包括影响光合及呼吸作用、改变营养物质的吸收、调节激素的作用、干扰蛋白质的合成及酶的活性等方面（孔垂华和胡飞，2001；Aurora *et al.*，2006；Dos Santos *et al.*，2008）。分子生物学技术的发展，不仅能够从基因表达及调控方面了解化感物质的作用的本质，同时也为植物化感作用的判定提供了分子靶点，利用基因芯片技术可以实现对大量化合物的筛选。

无论是从何种途径进入环境中的化感物质都是多种化合物的混合物，表现出的植物化感作用一定是多种物质的综合效应（孔垂华等，1998）。目前采用的研究方法是将可能起作用的化感物质累加起来，与单一化合物的化感作用进行对比（Inderjit *et al.*，2002），确定这些化合物的协同或拮抗作用。这种方法存在很大的局限性，原因主要是即使是针对一种植物，也无法鉴定和获取所有的化感物质。这种情况与中药在药效方面的研究相类似，我国传统中药是以复方为主要应用形式，由多种药效成分共同起作用，目前仍然有许多中药药效成分不明确。对于这种复杂体系，在中药现代化研究中，主要采用活性跟踪的方法，通过植物化学的分离技术得到"有效成分群"，也叫"有效部位"，即结构类似的一组化合物，它们的活性往往高于单一化合物。这种做法实际上是去除了无效成分，而形成了有效化合物的

组合,并可以通过 HPLC 和 TLC(薄层层析)等方法建立其化学指纹图,明确其中化合物的组成情况。在化感物质的协同作用研究中借助此方法,可以明确某种植物中主要化感物质的类型。同时,以有效部位作为研究对象也有助于了解多种化感物质之间的协同作用。

化感物质的特异性包含两个方面,一方面从化感物质存在的普遍性划分,植物中普遍存在的为广谱性的,如肉桂酸和水杨酸等酚酸类化合物,只在某种植物或少数植物中存在的为特异性的,如穿心莲内酯和胡桃醌等。对于广谱性的化感物质,不同植物之间的差异在于体内合成量不同,自身的敏感性也不同。而特异性的化感物质则存在特殊的合成途径,对受体植物有特殊的作用靶点。研究具有相同次生产物的药材是否具有相同化感作用,可以为化感作用的预测提供参考。另一方面从化感物质作用的对象划分,相同化感物质对不同受体植物的作用可能相同,也可能不同。相同作用可能是影响植物体内共同的生理生化机制,如光合作用过程中的共有酶,不同的作用可能有多种原因。最近 Kato - Noguchi 等(2008)在研究来源于禾本科作物的化感物质 MBOA 对 12 种植物的化感作用时发现,单子叶植物和双子叶植物对 MBOA 的敏感性不同,禾本科植物的耐受性较强,禾本科植物对 MBOA 具有降解作用可能是其原因之一(Von Rad *et al.*,2001)。化感作用特异性的研究将有助于对植物化感作用的机制进行深入探讨。

2. 化感作用在栽培药材连作障碍中的意义

由于中药材生产的地域性特点,老产区的连作障碍一直是中药材生产中的重要难题,近年来随着我国中药现代化的开展和深入,中药材规范化种植基地的建设中,如何有效地克服连作障碍,保持 GAP 基地生产的持续和稳定,也成为许多基地面临的主要问题。在近年的药用植物连作障碍研究中,自毒作用成为研究者关注的热点,而对其他因素的作用研究甚少。其实,连作障碍是由多种原因造成的,自毒作用在连作障碍中的贡献需要客观地进行评价,即自毒作用在引起连作障碍的多种因素中是主要因素还是次要因素?自毒物质与土壤理化性质改变、土壤肥力降低、微生物种群变化和病原菌积累等其他因素的关系如何?这些问题需要进行综合考虑。因此,在连作障碍中有关化感作用研究的重点包括:自毒物质的鉴定与转化,土壤类型和环境对自毒物质的影响,自毒物质与微生物,特别是与植物病原菌之间的相互作用。近年大量的研究显示,进入环境的化感物质在生物和非生物因子的作用下发生转化或降解,从而引起原来化合物作用的变化(Kong *et al.*,2007),特别是众多的微生物可以代谢化感物质(Inderjit,2005b)。Bonanomi 等人(2006)研究了包括木本、草本和固氮植物等 25 种植物的地上和地下部分在有氧和无氧情况下,腐解过程中植物毒素的动态变化,发现其中 90% 的植物对水芹(*Lepidium sativum*)产生毒性,不同种作用强弱不同,随腐解天数增加,有氧情况下毒性快速下降,无氧情况下则急剧上升并保持稳定高毒性,Kong 等(2008)报道水稻化感物质可以改变稻田土中的微生物群落。目前药用植物的自毒作用多来源于实验室的研究数据,然而,室内的研究结果往往不能代表田间的实际情况,田间自

然条件下，化感物质－土壤－微生物之间的相互关系是连作障碍中不可或缺的研究内容。自毒物质在连作障碍中的意义包括直接和间接的综合作用。

3. 化感作用与野生药材资源保护

野生药材资源占我国药材市场供应量的60%，由于生存环境的破坏和采挖量的增加，导致大量野生药材资源锐减，部分已经处于濒危状态。在我国中药产业可持续发展战略中，野生药材资源保护是其中基础性的重大课题。明确野生药材的濒危机制、建立完善的保育措施和科学的引种栽培技术是药用植物生态领域亟待解决的现实问题。自然生态系统中植物化感作用在物种种群建成和调控方面具有重要作用，因此，植物化感作用在野生药材再生障碍与指导保护策略中的作用是一个新的研究领域。以往这方面的研究几乎为空白。

自然生态系统中药用植物的种群更新能力差是普遍存在的现象。于俊林等（2006）调查了长白山地区野生木本药材黄檗（*Phellodendron amurense*）的生境和群落结构，在调查的5处样地中，成年黄檗树周围几百米内未发现有幼龄树存在，天然更新的幼苗均出现在远离母树的地方。另有报道，多数濒危植物种群在由种子向幼苗方向转化阶段会出现高死亡率，南川升麻（*Cimicifuga nanchuanensis*）天然条件下种子成苗率仅为0.029%（Fu *et al.*，1998）。野生药用植物中的短柄五加（*Eleutherococcus brachypus*）和矮牡丹（*Paeonia suffruticos* subsp. *spontanea*）本身产种量低，经历种子库环境筛选之后，有性生殖几乎被完全阻断，在矮牡丹调查的7个样地中，仅发现1株实生苗（张文辉等，2002）。在导致植物濒危的因素中，生殖力、存活力和适应力低下等因素是内在原因，其中种子不能萌芽成苗是种群衰退的关键环节，植物化感作用在这个过程中的意义是今后非常值得探讨的研究课题。

野生药材的人工抚育及引种驯化的过程中也存在化感问题。自然生态系统中，植物物种之间和平相处是协同进化的结果，生活在一起的植物在空间分布和营养互补方面达成平衡，群落保持相对稳定。在中药材由野生转变到人工种植的过程中，生存环境发生了根本性的改变。在人工栽培的条件下，生物多样性下降，往往导致植物正常生长受到影响，最为突出的表现是病虫害发生严重，甚至无法完成生活史。在野生药材的引种栽培中，种植地点的选择上多考虑气候条件需要与野生环境类似，但往往忽视土壤的影响。云南西双版纳地区在20世纪80年代末从印尼引种爪哇白豆蔻（*Amomum compactum*），虽然在气候条件上与原产地相近，但产量一直很低，最初的面积曾达到200 hm^2，而目前已所剩无几（杨天星和周俊雄，2004）。由于自毒作用与植物对新环境的适应能力之间存在重要的联系（Catherine *et al.*，2008），化感作用应是今后野生药材人工抚育及引种驯化中需要引起重视的方面。

4. 药用植物化感作用与中药质量

中药质量取决于其中所含药效成分的量，有效成分作为次生代谢产物，其合成和积累与气候、生态环境和栽培加工技术等有密切的关系。在环境因子影响药用

植物次生产物合成方面已有大量研究证据(徐文燕等,2006;曹海禄等,2007;杜玮炜和黄宏文,2008),合成途径中相关酶的基因在不同的条件下的表达和调控水平不同。

植物体内合成的次生产物能否释放到环境中显示化感作用,伴生植物或土壤中存在的化感物质是否诱导/抑制植物体内的次生产物合成,是药用植物化感作用与药材质量研究中的两个关键内容。十字花科植物产生的芥子油苷类化合物,在黑芥子酶的作用下产出异硫氰酸盐(酯)等毒性化合物,对杂草、细菌和菌根真菌产生抑制作用,Lankau 等(2007)发现油菜中所含化感物质黑芥子苷(sinigrin)在自身占优势的种植环境中含量较低,而在其他非禾本科杂草存在时,含量显著提高。水稻化感品种在与稗草共生时,其合成释放的化感物质量也显著提高(Kong *et al.*,2004;2006)。这些研究结果暗示,异种植物的存在有可能促进植物中次生产物的合成。遗憾的是,还没有见到根系分泌物与药效成分累积/合成/代谢的关系,以及化感物质对植物次生产物合成过程影响的研究报道。

五、结语

从 1937 年奥地利科学家 Molish 首次提出植物化感作用的概念至今已有 70 多年的历史,植物化感作用学科从其诞生到发展,一直紧紧围绕自然及人工生态系统中的问题展开研究,并不断吸取植物学、植物化学、微生物学和土壤学等相关学科的最新研究成果,并在近 20 年来成为发展最为迅速的学科领域。目前的植物化感作用针对不同的生态问题,相关研究的重点各有偏重。药用植物是以其药用特点进行划分的特殊植物类群,它们种类多但生产面积相对小,使得药用植物在栽培生产方面的研究水平严重滞后于农作物,但在药学方面,其次生代谢产物的研究基础则远远超过农作物,由于药用植物与植物化感作用所关注的对象均为次生代谢产物,药用植物的研究成果可以为化感作用提供方法学借鉴和化学物质基础,无疑有利于药用植物化感作用研究的开展。同时,近 10 年来国内外植物化感作用领域的方法和进展也可以为药用植物化感作用的研究提供新的研究思路和参考。植物体内萜类、黄酮类、生物碱等几大类次生代谢产物的生物合成途径已经基本明确,合成途径中的很多关键酶及其基因也逐渐被阐明,通过基因操作的方法对合成产物进行调控是药用植物和植物化感作用领域共同的研究方向。

植物化感作用研究涉及多学科的理论及研究技术,需要加强多学科的合作融合。可喜的是,植物化感作用在中药资源及中药农业中的作用已得到越来越多的学者和业内人士的重视,在各学科的通力合作下,最终药用植物生产中的生态问题,诸如连作障碍,一定能够通过综合措施得以解决。

药用植物含有丰富的抗菌、抗虫和抑草活性成分,这些活性成分的开发也是解决农药污染的途径之一,目前这方面的研究正在不断深入,虽然大部分研究离应用还有距离,但也有成功的例子。随着现代科学技术的发展,药用植物化感作用研究将不断取得进展,并在解决药用植物资源可持续利用中发挥更大的作用。

参考文献

曹海禄,曹国番,魏建和,杨成民,李梅君. 2007. 遗传和环境因子对药用植物品质的影响. 中草药,38:785-788.

陈长宝,刘继永,王艳艳,焉石,许世泉,张连学. 2006. 人参根际化感作用及其对种子萌发的影响. 吉林农业大学学报,28:534-541.

邓思娟,李春远,陈实,何雪香,谷文祥,高志梅. 2008. 青蒿化感物质的分离与结构鉴定. 华南农业大学学报,29:42-46.

董沁方,程智慧. 2006. 百合地上部分水浸液的化感效应研究. 西北农业学报,15:144-147.

杜玮炜,黄宏文. 2008. 雷公藤次生代谢产物雷公藤红素含量与环境因子相关性分析. 植物学通报,25:707-710.

樊安利,李晓明,高锦明,王娟,马慧尼. 2006. 乙酰穿心莲内酯的制备及其抑菌活性和化感作用比较研究. 西北植物学报,26:1 905-1 910.

高微微,陈震,张丽萍,马小军,赵杨景. 2006. 药剂消毒对西洋参根际微生物及根病的作用研究. 中国中药杂志,31:684-686.

高志梅,李拥军,谷文祥. 2007. 青蒿化感作用的初步研究. 华南农业大学学报,28:122-124.

郭鸿儒,沈慧敏,杨顺义. 2008. 黄花蒿化感物质对受体燕麦化感作用机理的初步研究. 甘肃农业大学学报,43:102-104.

郭兰萍,黄璐琦,蒋有绪,陈保冬,朱永官,曾燕,付桂芳,付梅红. 2006. 苍术根茎及根际土水提物生物活性研究及化感物质的鉴定. 生态学报,26:528-535.

国家药典委员会. 2005. 中华人民共和国药典(一部). 北京:化学工业出版社,3-266.

何军,王三根,丁伟. 2004. 青蒿浸提物对小麦化感作用的初步研究. 西南农业大学学报(自然科学版),26:281-284.

何江华,付香斌,马东明,贾新成,王明道. 2008. 地黄块根膨大过程中土壤化感物质含量及微生物数量变化研究. 河南科学,26:1 369-1 372.

惠继瑞,李晶,赵庆芳,马瑞君. 2008. 当归不同发育期自毒作用研究. 安徽农业科学,36:605-607.

简在友,王文全,孟丽,张子龙. 2008. 人参属药用植物连作障碍研究进展. 中国现代中药,10:3-5.

李键,洪伟,吴承祯,陈灿. 2008. 光照时间对雷公藤化感效应的影响. 亚热带农业研究,4:5-9.

李晶,惠继瑞,马瑞君. 2008. 当归根系分泌物的自毒作用研究. 安徽农业科学,36:1 083-1 085.

李世东,马承铸,陈昱君,缪作清,郭荣君,高微微. 2006. 中药资源可持续发展导论. 北京:中国医药出版社,240-245.

卢子颐. 1986. 本草乘雅半偈. 北京:人民卫生出版社.

孔垂华,徐涛,胡飞. 1998. 胜红蓟化感物质之间相互作用的研究. 植物生态学报,22:403-408.

孔垂华,胡飞. 2001. 植物化感(相生相克)作用及其应用. 北京:中国农业出版社,59,152.

孔垂华,徐效华,陈建军,胡飞,谭中文. 2002. 胜红蓟化感作用研究Ⅸ. 主要化感物质在土壤中的转化. 生态学报,22:1 189-1 195.

朴仁哲,赵洪颜,金大成,崔英顺,田官荣,Ho Yong-Park. 2007. 白头翁提取液对植物的化感作用. 安徽农业科学,35:3 808-3 809.

邱庆军,朱朝华,骆焱平,占胜利,王兰英,何城峰. 2008. 番木瓜的化感作用潜力研究. 广西热带农业,4:1-3.

孙玉琴,韦美丽,陈中坚,柯金虎,黄天卫,王炳艳,崔秀明. 2008. 化感物质对三七种子发芽影响的初步研究,特产研究,3:44-46.

谭军. 2004. 农田细辛-人参轮作栽培,吉林农业,(6):25.

童晓翠,庞珂佳,王俊儒,牛立新. 2008. 卷丹鳞茎水浸提液对生菜化感作用的研究. 西北林学院学报,23:154-156.

王冬梅,李登武,朱玮,李娟丽. 2007. 卷叶黄精根不同极性化感物质的化感作用. 林业科学,43:145-149.

王继永,王文全,武惠肖. 2003. 林药间作系统光照效应及其对药用植物高生长的影响. 浙江林学院学报,20:17-22.

王朋,王莹,孔垂华. 2008. 植物挥发性单萜经土壤载体的化感作用——以三裂叶豚草(*Ambrosia trifida* L.)为例. 生态学报,28:62-68.

肖小河,陈士林,黄璐琦,肖培根. 2009. 中国道地药材研究 20 年概论. 中国中药杂志,34:519-523.

徐文燕,高微微,何春年. 2006. 环境因子对植物黄酮类化合物生物合成的影响. 世界科学技术——中药现代化,8:68-72.

杨天星,周俊雄. 2004. 豆蔻在我国的引种栽培情况. 中药研究与信息,6:35-36.

于俊林,张昭,张本刚,周繇,朱俊义. 2006. 长白山黄檗基本情况调查及保护. 中草药,37:461-463.

喻敏,余均沃,曹培根,梁火娣,潇洪东,王蕴波,崔志新. 2004. 百合连作土壤养分及物理性状分析. 土壤通报,35:377-379.

张博,赵庆芳,郭鹏辉,王树红. 2008. 甘肃省重要中草药的化感作用初探. 安徽农业科学,36:601-604.

张辰露,孙群,叶青. 2005. 连作对丹参生长的障碍效应. 西北植物学报,25:1 029-1 034.

张重义,李萍,齐辉. 2003. 金银花道地与非道地产区地质背景及栽培土壤理化状况分析. 中国中药杂志,28:97.

张福娣,王海斌,曾聪明,蔡志祥,郭万财,林银英,彭春华,林瑞余. 2008. 不同来源鱼腥草水提液的化感效应研究. 云南农业大学学报,23:381-386.

张欢强,綦小倩,梁宗锁,耿新翠. 2007. 附子连作障碍效应初步研究. 西北植物学报,27:2 112-2 115.

张文辉,祖元刚,刘国彬. 2002. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析. 生态学报,22:1 512-1 520.

张远莉,陈建群,卫春,张纪林. 2003. 薄荷化感物质的作用及其初步分离. 应用与环境生物学报,9:611-615.

赵红梅,杨顺义,郭鸿儒,沈慧敏. 2007. 黄花蒿对 4 种受体植物的化感作用研究. 西北植物学报,27:2 292-2 297.

赵杨景,陈四保,高光耀,冯毓秀,杨世林,徐丽珍,杜力军,胡世林,冯雪峰. 2002. 道地与非道地当归栽培土壤的理化性质. 中国中药杂志,27(1):19-22.

赵杨景,王玉萍,杨峻山,刘东. 2005. 西洋参与紫苏、薏苡轮作效应的研究. 中国中药杂志,30:12-15.

中国药材公司. 1995. 中国中药资源. 北京:科学出版社,6,109.

中国医学科学院药用植物研究所. 1991. 中国药用植物栽培学. 北京:农业出版社,3-5.

朱广军,王明道.2007.地黄根区土壤潜在化感物质的 GC-MS 分析.河南科学,25:255-257.

Aurora L. N. ,Teresa R. R. ,José L. V. ,Vania B. ,Ana L. A. ,Rocio C. O. 2006. Allelochemical stress causes inhibition of growth and oxidative damage in *Lycopersicon esculentum* Mill. *Plant,Cell and Environment*,29:2 009-2 016.

Bertin C. ,Yang X. ,Weston L. A. 2003. The role of root exudates and allelochemicals in rhizosphere. *Plant and Soil*,256:67-83.

Bonanomi G. ,Sicurezza M. G. ,Caporaso S. ,Esposito A. ,Mazzoleni S. 2006. Phytotoxicity dynamics of decaying plant materials. *New Phytologist*,169:571-578.

Catherine F. ,Se'bastien V. ,Jean-Philippe M. ,Bruno V. ,Elena O. ,Sylvie D. ,Anne B. M. 2008. Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill. :The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. *Forest Ecology and Management*,255:2 928-2 936.

Dos Santos W. D. ,Ferrarese M. L. L. ,Nakamura C. V. ,Mourão K. S. M. ,Mangolin C. A. ,Ferrarese-Filho O. 2008. Soybean (*Glycine max*) root lignification induced by ferulic acid:The possible mode of action. *Journal of Chemical Ecology*,34:1 230-1 241.

Duke M. V. ,Paul R. N. ,ElSohly H. N. ,Sturtz G. ,Duke S. O. 1994. Localization of artemisinin and artemisitene in foliar tissues of glanded and glandless biotypes of *Artemisia annua*. *International Journal of Plant Sciences*,155:365-373.

Duke S. O. ,Vaughn K. C. ,Croom E. M. Jr. ,Elsohly H. N. 1987. Artemisinin,a constituent annual-worm wood (*Artemisia annua*) is a selective phytotoxin. *Weed Science*,35:499 -505.

Fu J. ,Qi W. Q. ,Gu Z. H. ,You R. L. 1998. Seed dormancy and germination in *Cimicifuga nanchuanensis*. *Journal of Integrative Plant Biology*,40:303-308.

Gniazdowska A. ,Bogatek R. 2005. Allelopathic interactions between plants:Multi site action of allelochemicals. *Acta Physiologiae Plantarum*,27:395-407.

Gog L. ,Berenbaum M. R. ,DeLucia E. H. ,Zangerl A. R. 2005. Autotoxic effects of essential oils on photosynthesis in parsley,parsnip,and rough lemon. *Chemoecology*,15:115-119.

Hartmann T. ,Kutchan T. M. ,Strack D. 2005. Evolution of metabolic diversity. *Phytochemistry*,66:1 198-1 199.

He C. N. ,Gao W. W. ,Yang J. X. ,Bi W. ,Zhang X. S. ,Zhao Y. J. 2009. Identification of Autotoxic Compounds from Fibrous Roots of *Panax quinquefolium* L. *Plant and Soil*,318:63-72.

Inderjit,Streibig J. C. ,Olofsdotter M. 2002. Joint action of phenolic acid mixtures and its significance in allelopathy research. *Physiologiae Plantarum*,114:422-428.

Inderjit,Leslie A. ,Weston B. ,Duke S. O. 2005a. Challenges,achievements and opportunities in allelopathy research. *Journal of Plant Interactions*,1:69-81.

Inderjit. 2005b. Soil microorganisms:An important determinant of allelopathic activity. *Plant and Soil*,274:227-236.

Kato-Noguchi H. ,Macías F. A. 2008. Inhibition of germination and α-amylase induction by 6-methoxy-2-benzoxazolinone in twelve plant species. *Biologia Plantarum*,52:351-354.

Kong C. H. ,Xu X. H. ,Zhou B. ,Hu F. 2004. Two compounds from allelopathic rice accession and their inhibitory effects on weeds and fungal pathogens. *Phytochemistry*,65:1 123-1 128.

Kong C. H. ,Li H. B. ,Hu F. ,Xu X. H. ,Wang P. 2006. Allelochemicals released by rice roots and residues in soil. *Plant and Soil*,288:47-56.

Kong C. H. ,Zhao H. ,Xu X. H. ,Wang P. ,Gu Y. 2007. Activity and allelopathy of soil of flavone *O*-glycosides from rice. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,55:6 007-6 012.

Kong C. H. ,Wang P. ,Gu Y. ,Xu X. H. ,Wang M. L. 2008. Fate and Impact on Microorganisms of Rice Allelochemicals in Paddy Soil. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,56:5 043-5 049.

Lankau R. A. ,Strauss S. Y. 2007. Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. *Science*,317:1 561-1 563.

Lyden J. , Teasdale J. R. , Chen P. K. 1997. Allelopathic activity of annualworm wood (*Artemisia annua*) and the role of artemisinin. *Weed Science*,45:807-811.

Rice E. L. 1984. *Allelopathy*. 2nd ed. Orlando,FL:Academic Press.

Singh H. P. ,Batish D. R. ,Kohli R. K. 1999. Autotoxicity:concept,organisms,and ecological significance. *Critical Reviews in Plant Sciences*,18:757-772.

Tesfaye M. ,Temple S. J. ,Allan D. L. ,Vance C. P. ,Samac D. A. 2001. Overexpression of malate dehydrogenase in transgenic alfalfa enhances organic acid synthesis and confers tolerance to aluminum. *Plant Physiology*,127:1 836-1 844.

Von Rad U. ,Hüttl R. ,Lottspeich F. ,Gierl A. ,Frey M. 2001. Two glucosyltransferases are involved in detoxification of benzoxazinoids in maize. *Plant Journal*,28:633-642.

Xuan T. D. ,Chikara J. ,Ogushi Y. ,Tsuzuki E. ,Terao H. ,Khanh T. D. ,Matsuo M. 2003. Application of kava (*Piper methysticum* L.) root as potential herbicide and fungicide. *Crop Protection*,22:873-881.

Zhao Y. J. ,Wang Y. P,Shao D. ,Liu D. 2005. Autotoxicity of *Panax quinquefolium* L. *Allelopathy Journal*,15:67-69.



第13章 寄生植物与寄主植物种间的化学识别

胡 飞[①] 孔垂华[②]

摘 要

寄生植物与寄主植物间的化学识别是植物生态学研究的热点问题之一，当前根寄生植物种子萌发和吸器发生与寄主释放化学信号之间的关系研究较为深入，而茎寄生、槲寄生和重寄生植物与寄主植物间的化学识别研究相对较弱。在整个寄生植物生活史中，目前则主要集中在寄生植物种子萌发和幼苗生长阶段与寄主植物间的化学信号识别研究上，对其他阶段的研究相对较弱，特别是寄生植物开花授粉与寄主植物的化学关系研究几乎没有开展。另外，大多数研究主要集中在寄主植物化学信号对寄生植物的影响研究上，而对寄主植物被寄生后的化学防御研究少有报道。因此，对寄生植物与寄主植物间化学识别关系的研究还应在深度和广度两方面得到加强。本章针对不同类型的寄生植物（茎寄生、根寄生、槲寄生和桑寄生、重寄生）与寄主植物识别过程中的化学信号作用过程、机理，以及寄生植物与寄主植物种间的相互作用关系予以综述。

---

① 华南农业大学杂草室，广州 510642，E-mail：hufei@scau.edu.cn

② 中国农业大学资源与环境学院，北京 100193，E-mail：kongch@cau.edu.cn

前言

寄生植物(parasitic plant)约4 000种,分属16个科,约有278属,占种子植物的1%,主要分布于地中海和亚热带地区,在两极和热带地区也有分布(Kuijt,1969)。寄生植物依赖吸取寄主的营养而生存,因此,准确识别寄主植物的存在和生长状况,对寄生植物的生存和繁殖是至关重要的。现已发现,寄生植物准确识别寄主存在的信号是其能否实现异养生长的关键,许多寄生植物是通过寄主释放的化学信号实现对寄主植物识别的(胡飞和孔垂华,2003;2004;宋文坚等,2006;Press *et al.*,2005)。寄生植物对寄主植物的识别包括以下三种类型:(1)寄生植物产生大量的种子,通过自身重力、果皮成熟时爆裂的推力、风和水流进行传播。这些种子在没有接受寄主植物释放的诱导其萌发的化学信号前一直处于休眠状态(休眠期有的可长达数十年),一旦这些种子感受到寄主植物的化学信号,立即启动萌发过程,其根部感受到寄主植物的化学信号后产生吸器完成寄生过程。大多数根寄生植物(root-parasite plant)属于此种类型,例如,对禾本科作物危害极大的独脚金(*Striga* spp.)、列当(*Orobanche* spp.)以及有沙漠人参之称的列当科的肉苁蓉(*Cistanche* spp.)和锁阳(*Cynomorium songaricum*)等就属于这种方式。(2)寄生植物种子在温湿等环境条件适宜时萌发生长,萌发后原生根退化,而地上部感受到寄主植物释放的化学或物理信号,迅速向寄主靠近生长,接触到寄主植物后,即产生吸器(haustorium)固定到寄主植物上,完成由寄生识别到异养生长的过程。通过这一过程的寄生植物种子萌发后若不能接收到寄主植物的信号,将不能完成寄生过程,导致其因无法吸取寄主植物的营养而死亡。危害十分严重的藤本茎寄生植物(stem-parasite plant)菟丝子(*Cuscuta* spp.)就属于这种类型。(3)木本茎寄生植物果实可以吸引一些食鸟类的取食,附着于鸟的口喙或过腹后经粪便排出而使其种子得以传播,如槲寄生(*Viscum* spp.)和桑寄生(*Taxillus* spp.)等。这类寄生植物选择寄主的过程与取食其果实的鸟类选择休息和栖息植物的过程有关,这两个过程不仅涉及鸟的取食行为,而且与鸟类的生活习性有关,也可能存在寄生植物-取食鸟类-寄主植物(鸟栖息树)间的三重化学联系。

寄生植物通过吸器从寄主植物中吸取生长发育所需要的水分、矿物质和有机物,吸器是寄生植物与寄主植物形态结构和生理功能的桥梁,因此,无论寄生植物以何种方式完成寄生过程,寄生植物必须要产生吸器。因此,吸器的产生过程一直是寄生植物研究的中心问题。德国学者Solms-Laubach早在1875年就对寄生植物吸器进行了研究,此后,在吸器结构功能等方面有大量的学者进行深入的研究,取得了一系列成果(Kuijt,1977;Birschwilks *et al.*,2006)。一些研究注意到根寄生植物吸器的发生是通过寄主植物根部分泌的异源识别物质的诱导实现的,即寄生植物需要寄主释放的化学信号诱导才能产生吸器(Chang *et al.*,1986)。现在不仅从不同的寄主植物中,甚至还从非寄主植物中分离出诱导寄生植物种子萌发和吸

器形成的信号化合物，而且发现寄生植物与寄主间的化学关系并不只存在于种子萌发和吸器发生阶段，在寄生植物生活史中的许多阶段，都有可能存在寄主与寄生植物间的化学信号通讯关系。

一、根寄生植物与寄主间化学识别机制

根寄生植物与茎寄生植物一个显著的区别是其生命周期多数在一株（偶尔也在少数几株）寄主植物上完成，其吸器附着在寄主的根部，茎部多生长出地面，一旦与寄主形成了寄生关系，就很少再寄生到新寄主上。因此与茎寄生植物不同的是，合适的萌发时机是其能否成功地与寄主建立寄生关系的关键。事实上，根寄生植物在长期的进化过程中选择了一系列由寄主释放的物质作为其选择合适萌发时机的信号。根寄生植物通过识别寄主根分泌物而萌发，并进一步诱导吸器产生，这一化学机制是植物种间化学识别的较早的例证（Cook *et al.*，1966）。

1. 根寄生植物生活史

根寄生植物的生活史可分为六个阶段（图 13.1）。即 A：根寄生植物种子进入土壤，对寄主根分泌物非常敏感；B：寄主植物营养生长阶段产生了根分泌物，部分根寄生植物种子因寄主植物根分泌的信号刺激而萌发；C：根寄生植物的幼根偏向寄主根生长，寄主植物释放的化学信号刺激了寄主根系附近的寄生植物幼根产生吸器，根寄生植物开始营异养生长，并长出地面（此阶段也是寄生植物对寄主危害最严重的时期）；D：根寄生植物进入开花期；E：根寄生植物进入果实成熟期；F：根寄生植物种子进入土壤，并慢慢进入对寄主植物根分泌物信号敏感期，新的生命周期开始（Bouwmeester *et al.*，2003）。

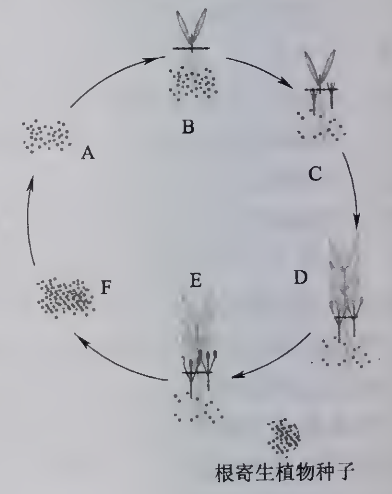


图 13.1　根寄生植物生活史

从根寄生植物生命史可以看出，其种子萌发和吸器的产生是依赖于寄主释放的化学信号的。由于其种子自然传播范围有限，并不能保证在相同的地区经常有寄主出现，因此，根寄生植物的种子寿命都很长。

2. 根寄生植物种子萌发的化学信号

现已探明的能够刺激根寄生植物种子萌发的化学信号物质有二氢高粱酮（dihydrosorgoleone）、独脚金内酯（strigolactone）和倍半萜内酯（sesquiterpene lactone）等（图 13.2）。

倍半萜内酯

独脚金醇: $R_1=CH_3$, $R_2=OH$, $R_3=H$

strigol acetate: $R_1=CH_3$, $R_2=OAc$, $R_3=H$

高粱内酯: $R_1=H$, $R_2=H$, $R_3=H$

列当醇: $R_1=CH_3$, $R_2=H$, $R_3=OH$

orobanchyl acetate: $R_1= R_2= R_3$

二氢高粱酮

5-脱氧独脚金醇(人工合成)

GR7（人工合成）

GR24（人工合成）

图 13.2　根寄生植物种子萌发信号物质

有趣味的是独脚金醇(strigol)不是首先在其寄主植物的根分泌物中发现的，而是从非寄主棉花根分泌物中分离得到的(Cook *et al.*,1972),随后多年才在独脚金寄主植物高粱、玉米和小米植株的根分泌物分离鉴定到(Hauck *et al.*,1992; Siame *et al.*,1993)。这说明,并不是只有根寄生植物寄主才分泌独脚金醇(Yasuda *et al.*,2003),大量的植物根分泌独脚金醇可能还有更多的生态和生理功能。高粱内酯(sorgolactone),一种独脚金萌发信号物质,从高粱根分泌物中分离鉴定得到。列当醇(orbobanchol),列当属种子萌发信号物质,从列当寄主植物红三叶草(*Trifolium pratense*)中分离得到。倍半萜内酯是诱导独脚金和列当种子萌发的信号物质。orobanchyl acetate 是从独脚金和列当的寄主植物豇豆(*Vigna unguiculata*)和红三叶草根分泌物分离得到(Xie *et al.*,2008)。二氢高粱酮是从高粱根分泌物分离得到的诱导独脚金种子萌发的信号物质。人工合成的根寄生植物种子萌发刺激物质有 GR7,GR24 和 5-脱氧独脚金醇。

3. 萌发信号物质对根寄生植物种子萌发的作用规律

虽然寄主根系分泌诱导根寄生植物种子萌发信号物质已发现了近半个世纪，但由于涉及环境因子的作用以及信号的多样性与特异性等众多因素，寄主根分泌物诱导寄生植物种子萌发的机理仍没有被完全揭示。

合适的温度和湿度是根寄生植物种子萌发的必要条件，但除此之外，还需要寄主释放的化学信号诱导（Gibot – Leclerc *et al.*，2004；Song *et al.*，2005）。一般而言，信号物质的浓度愈高，其信号就愈强。适宜浓度的信号物质不仅可以刺激寄生植物种子的萌发，某种程度上还能打破寄生植物种子的休眠（Matúšová *et al.*，2004）。在自然条件下，寄主释放的信号物质浓度都不足以达到打破种子休眠的程度。因此，根寄生植物种子需经一定温度和湿度预处理后才能对萌发信号物质产生响应。列当种子虽然在5℃到30℃条件下均能感受到寄主信号物质的刺激，但在种子萌发的次适温区（sub-optimal temperature），对信号物质刺激的敏感程度显著下降，即使延长预处理时间也无法提高其对信号物质的敏感程度（Van Hezewijk *et al.*，1993；Matúšová *et al.*，2004）。如果在种子萌发最适温度条件下预处理寄生植物种子（例如：列当20℃左右，独脚金30℃左右），种子的休眠在2～3周内迅速解除，此时，人工合成GR24能显著刺激这些种子萌发。值得注意的是，解除休眠的种子如果没有能及时感受到寄主释放的萌发信号物质，这些种子将转入新的休眠期，此时，再施以萌发信号物质也不会增加其种子的萌发率。因此，解除了休眠的寄生植物种子对信号物质敏感期非常短（Matúšová *et al.*，2004）。

这种再休眠机制有什么意义呢？一般认为，这种现象对寄生植物能否准确“感知”寄主植物的存在是非常重要的，寄生植物只有正确地“感知”寄主植物的状况，选择合适的萌发时机，才可以为寄生植物的生长发育和成熟提供充足的时间。实际上，根寄生植物依赖寄主生长，一旦与特定的寄主植株建立寄生关系，其能否完成生命周期完全依赖于寄主植株可以提供营养的时间的长短和能力，而根寄生植物从种子萌发到其种子形成需要相当长的时间。一般而言，春季温度升高时，寄主植物开始生长，并开始持续地释放寄生植物种子萌发的信号物质，此时，寄生植物种子休眠也因温度升高被打破，并进入了对寄主信号敏感阶段，种子大量迅速萌发，部分寄生到寄主植物根系上，完成寄生过程，进入异养生长阶段，并随寄主植物的生长成熟而完成其生命史。另一方面，由于一些寄主植物可能会在不同季节中相继出现，特别是冬季短时的升温往往会使部分寄主植物种子萌发，幼苗生长，而释放寄生植物种子萌发的信号物质，随后又会因温度的下降，这些寄主植物会因低温而死亡。此时，寄生植物种子由于没有能打破休眠，而不会感受到萌发信号而萌发。虽然寄主植物会间断地出现，但不能持续地释放寄生植物萌发的信号物质，土壤种子库中的寄生植物种子因进入新的休眠期，也不会持续地感受这些信号，解除休眠而不断地萌发。这样就避免了寄生植物种子持续不断的萌发，后续萌发的种子因生长期短，而无法完成其生命史。这在生态上，对寄生植物的持续发展是有利的，但在农业实践中却为根除寄生杂草增加了难度。

根寄生植物虽然种子量都很大，但种子个体均很小，所贮存的营养有限，因此，必须在较短的时间内接触到寄主根系（Bulter,1995），寄生植物种子在寄主信号诱导萌发后，其初生根是否能迅速接触到寄主根系是根寄生植物能否与寄主建立寄生关系的又一关键环节。那么这些萌发了的寄生植物种子根据什么寻找寄主根系的呢？目前还没有明确的结论。Dube 等（2001）假设，根寄生植物萌发后，其幼根的生长方向是受寄主根分泌物浓度梯度调节的，其生长方向总是由低浓度区域向高浓度区域的，这样一方面增加了萌发后根寄生植物幼根接触到寄主根系的机会，另一方面也只有那些在寄主根系附近的根寄生植物种子能够感受到足够强的寄主信号得以萌发，保证了大部分离寄主较远的种子不会被“误导”萌发，不可能接触到寄主根系而死亡。

至今已有 5 种具有诱导寄生植物种子萌发的信号化合物从寄主植物根分泌物中分离得到，它们均是独脚金内酯类物质，另有 3 种人工合成的类似物分别为 GR24，GR7 和 5－脱氧独脚金醇，它们均是独脚金内酯的衍生物（Frischmuth *et al.*，1991），其中 5－脱氧独脚金醇诱导列当种子萌发的活性只有（＋）－独脚金醇的 1/3（Bergmann *et al.*，1993）。从植物根分泌物得到的独脚金内酯类化合物结构均有 C 环和 D 环并通过一个烯醇醚键相连（图 13.2），而人工合成活性成分也有相同键将 C 环和 D 环联系起来。因此，Mangus 和 Zwanenburg（1992）认为，这个联系 C 环和 D 环的烯醇醚键是具有刺激根寄生植物种子萌发化合物的特征结构。但联结 C 环和 D 环的烯醇醚键是不稳定的，易被亲核试剂（nucleophilic agents）所裂解。

由于独脚金内酯类信号物质溶解在水等亲核溶剂中时，其刺激寄生植物种子萌发的活性显著下降（Akiyama *et al.*，2006），因此，释放到土壤中的独脚金内酯类化合物存在的时间非常短暂，其作为刺激寄生植物种子萌发的信号维持的时间也非常有限。寄生植物获得寄主信号的前提是寄主植物持续释放信号物质，以及土壤分解信号物质的因素减弱。有意义的是，土壤中较高的硝酸盐浓度可延长独脚金内酯类物质的信号持续的时间，而高浓度的磷酸盐和铝离子则能抑制其活性（Yoneyama,2001）。在中国南方分布了大量的独脚金和列当属寄主作物，但并没有发现独脚金和列当属寄生杂草严重危害的报道，这可能与中国南方土壤中磷酸盐和铝的含量有关。

也有研究表明，在植物源烟中分离得到的能刺激多种植物种子萌发的物质有 D 环，因此也能诱导独脚金和列当种子的萌发（Daws *et al.*，2008）。这表明独脚金内酯类信号物质在结构上既具有相似性，又具有多样性。尽管很多寄主植物根分泌物均含独脚金内酯类物质，但不同寄主植物根分泌物诱导根寄生植物种子萌发的活性是不同的。另一方面，相同浓度的人工合成的信号物质，诱导不同寄生植物种子萌发的活性也是有差异的。尤其值得注意的是，相同的根寄生植物因在不同寄主上生长成熟，其种子对相同寄主植物根分泌物的敏感程度也是不同的，即使是在同一种寄主收集的独脚金种子，因收集地点不同（可能是品

种差异,也有可能是生境不同)对诱导信号的敏感性也是不一样的(表 13.1)。不同寄主上收集的列当种子对不同萌发信号的敏感性与独脚金类似,但表现出更强的特异性,即特定寄主收集的种子,往往对特定的寄主根分泌物的诱导信号最敏感。在番茄和烟草上寄生生长的列当种子,对油菜根分泌的信号不敏感,而只对番茄和烟草根分泌的信号敏感。同样,在油菜上收集到的列当种子,对番茄和烟草根分泌的信号不敏感,而对油菜根分泌的信号敏感,甚至对同是十字花科的拟南芥属植物根毛分泌物也十分敏感。不仅如此,独脚金和列当种子对不同寄主根分泌物诱导的敏感性还与它们后期(开花成熟期)时寄主的生长状况有关(Gurney *et al.* ,2002)。

表 13.1　不同诱导信号下不同寄主植物上采集的独脚金种子的萌发率

独脚金种子在不同诱导寄主和信号物质浓度的诱导萌发率/%					
采集独脚金种子的寄主	玉米	豇豆	GR24 质量浓度/($mg \cdot L^{-1}$)		
			0.001	0.01	0.1
玉米(肯尼亚)	36 ± 2	51 ± 1	44 ± 7	49 ± 7	62 ± 3
高粱(苏丹)	37 ± 4	22 ± 2	49 ± 5	82 ± 8	96 ± 1
高粱(马里)	13 ± 2	14 ± 1	28 ± 7	56 ± 2	89 ± 2

一些非寄主植物也能释放刺激根寄生植物种子的萌发信号物质,但列当和独脚金对不同植物释放的信号物质的响应是有差异的。列当和独脚金具有能识别多种植物释放的信号物质的特性,为它们获得资源的多样性提供了可能,同时也为在其周围环境中没有偏好寄主(preferred hosts)的情况下能维持一定的种群提供了可能(Watling *et al.* ,2001)。另一方面,列当和独脚金这类根寄生植物的每个个体都能产生数量庞大的种子,也为其下一代总有部分能在众多可能的寄主植物中找到合适的寄主提供了更大的可能。

根寄生植物对寄主的生长发育有严重的危害,为什么众多的植物却要释放根寄生植物种子萌发所需的信号物质呢?最近的研究发现,能诱导列当和独脚金种子萌发的信号物质,对 AM 菌根的形成具有重要的信号作用。而 AM 菌根早在 4.6 亿年前(奥陶纪和泥盆纪)的原始植物的化石中就出现了,这表明 AM 菌根对植物能在陆地上生长起了重要的作用(Remy *et al.* ,1994; Redecker *et al.* ,2000)。也就是说像根寄生植物这样的种子植物还没有出现的时候,那些能刺激其种子萌发的信号物质就出现了,植物分泌这类信号物质是有利于 AM 菌根与其根系形成共生关系,而不是针对根寄生植物。

最近多国科学家同时发现植物体内产生的独脚金内酯(strigolactone)具有调节植物自身分枝的功能,这一发现丰富和深化了植物分枝的调节机制(Gomez - Roldan *et al.* ,2008;Umehara *et al.* ,2008),将会在植物生理和生态学领域产生一个

新的研究热点。由于独脚金内酯的产生和释放对寄主具有重要的生理生态功能，在长期的进化中，这些物质被根寄生植物利用作为其萌发的信号物质（Akiyama *et al.*，2006）。因此，我们认为由于独脚金内酯对寄主具有重要的生理生态功能，因此通过培育不释放这类信号物质的作物品种以抵御根寄生植物危害的方法是难以实现的。

4. 根寄生植物吸器发生的化学信号

根寄生植物吸器的发生信号与茎寄生植物有明显的不同，因为它们需在土壤环境中建立与寄主根系的识别关系，因而不受到光质等物理因素的影响，根寄生植物识别寄主植物主要是通过寄主植物根部释放的次生物质实现的。

寄主植物释放的能被寄生植物识别的次生物质称为异源识别分子，这些异源识别分子能激活寄生植物吸器的形成过程（Lynn *et al.*，1981）。从广义上讲，这些异源识别分子是植物种间作用物质（allelochemical）的一个子系（subset）（Conger *et al.*，1999）。异源识别分子通过向寄生植物传达信号引发吸器的产生，并导致寄生植物由自养生长向异养生长的转变，这一现象早在 1978 年就在实验中观察到（Atsatt *et al.*，1978），随后 xenognisin A、xenognisin B、5，8－二羟基萘醌、2，6－二甲氧基对苯醌和甲基花青素（图 13.3）被鉴定为是诱导寄生植物吸器发生的化合物（Steffens *et al.*，1978；Lynn *et al.*，1981；Chang *et al.*，1986；Smith *et al.*，1996；Albrecht *et al.*，1999）。现在其他的一些化合物包括多种酚酸、醌和酮类物质也被鉴定为是诱导寄生植物吸器发生的异源识别物质（Ripol *et al.*，1991；Smith *et al.*，1996；Albrecht *et al.*，1999）。有趣的是，寄主植物根分泌的诱导寄生植物吸器发生的异源识别物质都是寄主植物在进化中能够用来抑制邻近植物生长的化感物质，这些物质不仅没有对寄生植物的生长产生抑制作用，反而被寄生植物利用，成为寄生过程中关键器官吸器发生的异源识别信号物质。由此可见，寄生植物在化学防御方面要比其寄主高级得多，因而使其在生存竞争中处于有利地位。由于诱导吸器发生的异源信号物质大多是化感抑制物质，而大多数寄主植物都能释放不止一种，甚至不只一类化感物质，因而寄主植物释放引发寄生植物吸器发生的异源信号物质种类繁多，对吸器的发生而言似乎存在冗余现象（Yoder，2001）。值得一提的是，同种寄生植物 *Triphysaria pusilla* 不同基因型的植株对特定的产生吸器的异源信号物质 2，6－二甲氧基对苯醌的反应也有差异。在只有 2，6－二甲氧基对苯醌存在的条件下，只有部分基因型的吸器能被诱导发生，而有相当部分基因型的植株的吸器不能被诱导，但 *Triphysaria pusilla* 的所有基因型都能对寄主植物释放的含有 2，6－二甲氧基对苯醌的根分泌液产生响应而产生吸器（Jamison *et al.*，2001）。这说明寄生植物对寄主植物释放的异源信号化学物质诱导寄生植物产生吸器的作用是多种物质共同起作用的结果，诱导物质间存在协同作用，这与化感物质对受抑植物的作用相似（孔垂华等，1998）。

xenognisin A

xenognisin B

2, 6-二甲氧基对苯醌

5, 8-二羟基萘醌

甲基花青素

图 13.3　诱导根寄生植物吸器发生的异源识别物质

诱导根寄生植物吸器发生的异源识别物质的核心结构是对苯醌,对苯醌分子中引入甲氧基等活性基团后,其诱导活性加强,但若引入甲基等非活性基团则诱导活性消失。主要原因在于对苯醌诱导吸器的发生涉及电子转移,是一个在相对狭窄电位范围内的氧化还原过程,对苯醌分子中取代基直接影响其氧化还原电位,从而导致诱导活性的改变。进一步用 2,6 - 二甲氧基对苯醌验证寄生植物吸器发生的诱导过程,发现寄生植物对 2,6 - 二甲氧基对苯醌的识别存在一个重复氧化还原循环过程,寄生植物主要识别对苯醌单电子的还原中间体单醌而产生吸器,若对苯醌的还原中间体不能循环,而是直接还原成稳定的酚,寄生植物的吸器则不能发生(Chang *et al.* ,1986;Mativenko *et al.* ,2001)。

在研究独脚金吸器发生与 2,6 - 二甲氧基对苯醌的作用中发现,吸器形成初期细胞的形状和大小发生变化,多种与细胞壁结构有关的基因解码蛋白先后产生(Mativenko *et al.* ,2001),但这一过程的实现并不是在寄生植物的根部一接触到异源信号物质后就能发生的,而是在寄生植物根部接触到这些异源信号物质数小时后,吸器的发生才能不可逆地进行(Chang *et al.* ,1986;Smith *et al.* ,2000)。当独脚金根部一直能接触到 2,6 - 二甲氧基对苯醌时,吸器的增加与时间之间呈线性增长关系,在吸器的发生未达到可逆的时间之前若使独脚金的根中断与 2,6 - 二甲氧基对苯醌接触,则吸器的发育过程立即停止。进一步的实验还证实,2,6 - 二甲氧基对苯醌的浓度越高,独脚金吸器不可逆发生所需的时间就越短。这些结果表明,在寄生植物感受到异源信号物质吸器发生初期,存在一个逆调节过程。要使吸器不可逆地发生,异源信号物质必须达到一定的量,以抑制这一逆调节过程(O'Malley *et al.* ,2000)。在自然条件下只有寄主植物种群达到一定的数量才能释放足够浓度的异源信号物质诱导吸器的发生,这一机制保证了寄生植物能够准确地发现寄主并寄生。

有研究表明,在寄生植物 *Triphysaria pusilla* 的根尖部存在两种作用相反的醌还原酶的转录产物 TvQR1 和 TvQR2(Mativenko *et al.* ,2001),TvQR1 是与还原性辅酶Ⅱ有关的醌还原酶(Huang *et al.* ,1987),而 TvQR2 是醌的一个氧化还原酶(Li *et*

al. ,1995),这样 *T. pusilla* 根部的 TvQR2 的功能是对起化感抑制作用的异生化合物有解毒作用,而 TvQR1 的功能则是与异源信号物质一起完成对吸器形成的诱导过程。这两种酶在寄生植物中对吸器的形成过程起相反的作用,TvQR1 使 2,6-二甲氧基对苯醌还原成半醌物质刺激吸器的生长,而 TvQR2 则是使 2,6-二甲氧基对苯醌还原为酚而失去刺激吸器发生的活性。在 2,6-二甲氧基对苯醌存在的条件下,TvQR1 和 TvQR2 转录过程都是非常迅速的(Mativenko *et al.* ,2001)。但这两种酶在寄生植物和非寄生植物中的调节作用是不同的(Jamison *et al.* ,2001),TvQR2 及其同系物在寄主植物和寄生植物中都能起调节作用,而 TvQR1 及其同系物却只对寄生植物起调节作用(图 13.4)。

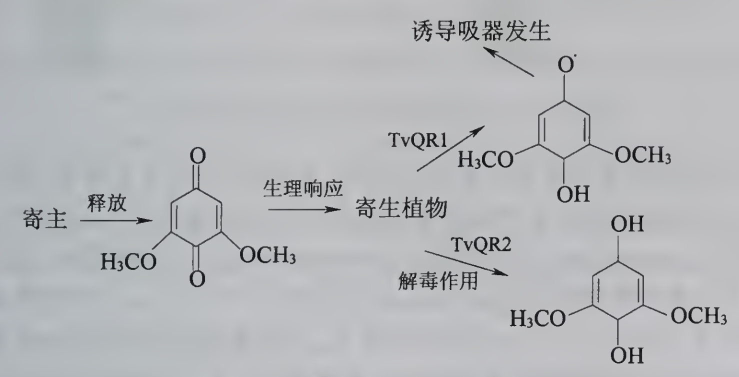


图 13.4 寄主诱导物质诱导吸器发生的生理机制

一个有趣的现象是,当寄主植物根系有轻微的振动时,其就失去了诱导根寄生植物产生吸器的能力,但当寄主根系被轻轻地磨损(mildly abraded),表皮细胞受损后其诱导根寄生植物产生吸器的能力得以恢复。Keyes 等(2001)对这个有趣的现象进行了解释,他们认为寄主根中诱导吸器发生的信号物质是不会主动释放的,吸器产生过程是根寄生植物的一个主动“行为”。当根寄生植物在寄主根系附近萌发后,其初生根因寄主植物释放的浓度梯度而向寄主根系方向生长,在接近寄主根系的过程中,释放过氧化氢(H_2O_2),致寄主根系表层的酚酸类降解为苯醌类化合物(图 13.5A)。降解的苯醌类化合物释放到环境中,在寄主根系形成一个由根系向周围环境降低的浓度梯度,寄生植物初生根系在“感受”到醌类化合物的梯度时,吸器被诱导发生。这时寄生植物的根离寄主根系已非常接近了,由于其分泌的过氧化氢的氧化作用,寄主根的表皮容易被穿透,这也为吸器深入寄主根系,建立寄生关系创造了有利条件(图 13.5B)。

许多根寄生植物都是中药材,有较高的经济价值。特别是在我国内蒙古和西北地区沙生植物上寄生的肉苁蓉(*Cistanche deserticola*)和锁阳(*Cymomorium*)尤其珍贵,野生资源已不多见。肉苁蓉为列当科(Orobanchaceae)肉苁蓉属(*Cistanche* spp.)的多年生专性根寄生植物(obligate root parasite),其寄主梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为藜科(Chenopodiaceae)梭梭属小乔木或大灌木。梭梭主要分布在温带荒漠区,属强旱生、旱生、盐生植物,生态幅度较广,抗逆性强,具有耐干旱、耐高

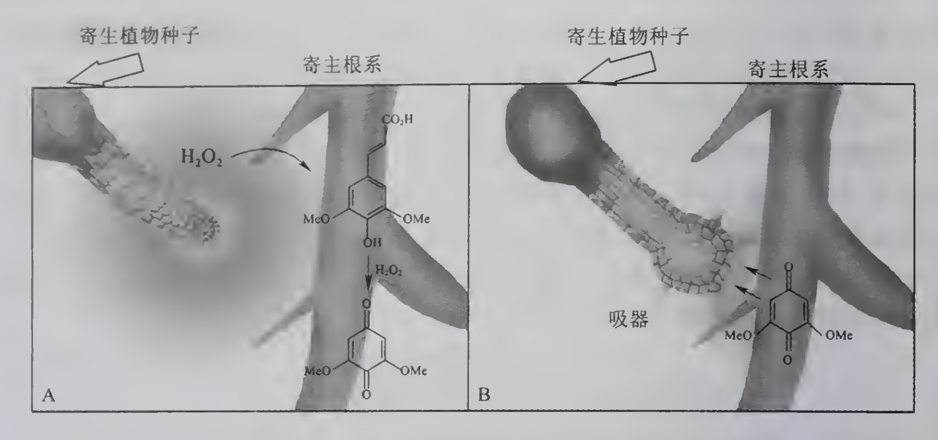


图 13.5 根寄生植物吸器发生的化学信号过程

温、耐严寒、耐贫瘠、耐盐碱和抗风沙等特性。对防风固沙、改善环境、防止荒漠化和维护干旱区生态系统的平衡起着重要的作用。锁阳也是多年生根寄生草本植物,为锁阳科(Cynomoriaceae)锁阳属(*Cymomorium* spp.)(该科仅此1属),其寄生于沙漠中旱生灌木蒺藜科(Zygophyllaceae)白刺属(*Nitraria* spp.)植物的根上。多数寄生于白刺(*Nitraria tangutorum*)的根上,在小果白刺(*N. sibirica*)和大白刺(*N. roborowskii*)等植物的根上也有寄生。它的种子也是只有在寄主根的分泌物诱导作用下才能够萌发生长,并通过寄主的根来吸收营养和水分,完成营养生长与生殖生长,但它不属于专性寄生植物。

肉苁蓉种子用任何萌发刺激物质处理均无效果,只有在寄主梭梭根的诱发下才能萌发形成管状凸起,并与寄主根在根毛区连接形成"瘤状物",完成与寄主的附着(李天然等,1989)。例如:采用室温水处理30 d,并以GA3(0.5 μg/mL)培养肉苁蓉种子,在恒温25℃条件下,萌发率最高但也仅达16.7%(牛东玲等,2006)。这主要是肉苁蓉种子存在休眠现象,种子萌发的启动,除了需要有较长时间的后熟过程,还必须有来自寄主根系的某种萌发刺激信号。不同的研究都显示白刺根分泌物可以促进锁阳种子萌发,但对这些物质的特性却有不同认识,骆蒙等(1993)实验认为白刺根分泌中刺激锁阳种子萌发的物质,极性较低,溶于醚和丙酮。而刘基焕(2005)的实验却显示,白刺根分泌中促进锁阳种子萌发的信号物质极性较强,能溶于水。锁阳种子和肉苁蓉种子萌发在时间上都不集中,持续时间长(21~90 d)。这与它们的长期自然繁殖习性有关,为了抵御和适应恶劣的自然环境以及等待机会与寄主根接触产生寄生关系,需要大部分种子处于较深的休眠状态,是一种自然繁殖的保护措施。以上现象表明,寄主植物根系释放的肉苁蓉和锁阳种子萌发和吸器的生成的诱导物质的特性和大多数根寄生植物的寄主相似,即量少,活性高,不稳定。这种特性对自然条件下肉苁蓉和锁阳种群的平衡发展是有利的。要想解决肉苁蓉和锁阳种子萌发率低、接种率低的问题,最好找到它们寄主根系诱

导物的替代物。

二、藤本茎寄生植物与寄主间的化学识别机制

菟丝子(*Cuscuta* spp.)是一种广泛分布、最有代表性的藤本茎寄生植物,是严重危害豆科、麻类和烟草等作物的杂草,因此在防治菟丝子危害方面进行了大量深入的研究(王永锋等,2007),其如何与寄主建立寄生关系的研究也受到了持续的关注。

菟丝子成熟后一般都会产生大量的种子,这些种子成熟后在重力、风、水流作用下或附着在一些动物皮毛上而输送到不同的地点。因输送方式的不同,其离原生长点的距离也有较大的差异。菟丝子种子有一层较硬的皮层,由于这一皮层的存在,使得菟丝子种子具有休眠特性,当土壤中的微生物或由于人类的耕作活动破坏了这层硬皮后,种子的休眠被打破,种子迅速萌发。由于打破种子休眠过程时间上先后不一,同一批种子的萌发时间自然也有所不同,这种休眠和休眠打破机制对菟丝子种群的繁衍是有利的。大量的研究表明,菟丝子种子的萌发过程不需要寄主释放的化学信号,也不需要光信号,只要温湿条件适宜,硬种皮导致的休眠打破后,成熟的种子均能发芽。菟丝子对寄主的选择是在其幼苗阶段开始的(Dawson *et al.*,1994)。

1. 菟丝子幼苗寻找寄主的信号

菟丝子种子个体很小,萌发后幼苗的根很快退化,靠胚乳中的营养只能维持较短的时间。菟丝子幼苗只有在其种子胚乳中的营养没有消耗前寻找到寄主,并与寄主建立寄生关系才有可能存活下去,完成其生命史。因此,菟丝子萌发后对寄主的选择和寻找是菟丝子生命史中重要的一环。过去人们一直忽视这个环节的研究,但近年来有关萌发后菟丝子与寄主建立寄生关系的信号研究十分活跃。室内实验和野外观测均表明,菟丝子幼苗确实具有偏向寄主生长(tropism towards a host,TTH)的能力(图13.6)。

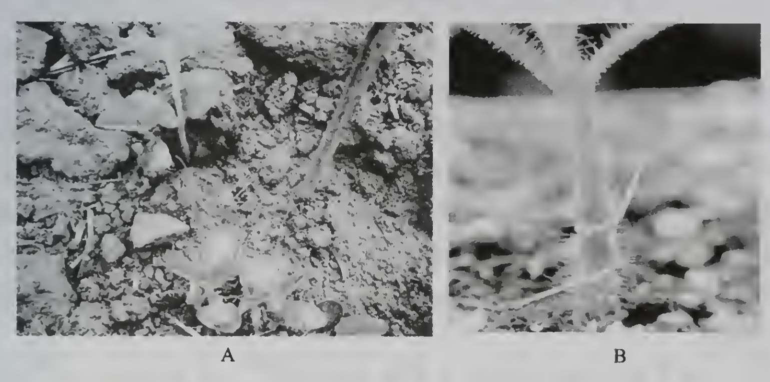


图13.6　中国菟丝子幼苗向大豆(可能寄主)的偏向生长

A.胡飞摄于大豆田间　B.引自Science (Elizabeth,2006)

目前，对菟丝子幼苗这种向寄主方向偏向生长以实现与寄主接触过程，依赖何种信号的解释有两种不同的观点，一种观点认为这一过程是物理信号起作用的，而另一种观点则认为这一过程是寄主释放的化学信号起关键作用。Orr 等(1996)研究认为菟丝子(*C. planiflora*)幼苗通过感知寄主的红外线(谱长为 700～800 nm)强来决定其偏向生长的方向。Benvenuti 等(2005)在研究 *C. campestris* 与其危害的寄主作物甜菜(*Beta vulgaris* var. *saccharata*)间的关系时发现，菟丝子幼苗向不同叶绿素含量的甜菜叶片方向生长的能力是不同的。当甜菜叶片叶绿素含量较高时，菟丝子幼苗偏向其生长的比例高达 60% 以上，而当甜菜叶片叶绿素含量较低时菟丝子幼苗偏向甜菜叶片的生长比例则低于 30%。菟丝子幼苗是如何感知到甜菜叶片叶绿素含量高低的呢？进一步研究显示，较高叶绿素含量的甜菜叶片吸收了可见光中红光的大部分，导致透过叶片的光线中红光与红外线的比例(R∶FR)下降，而较低叶绿素含量的甜菜叶片吸收红光的能力也较弱，因此，透过叶片的红光与红外线的比例较高。Benvenuti 等(2005)认为 R∶FR 的比例是菟丝子偏向寄主的信号，R∶FR 越低，诱导菟丝子幼苗的信号就越强(图 13.7)。

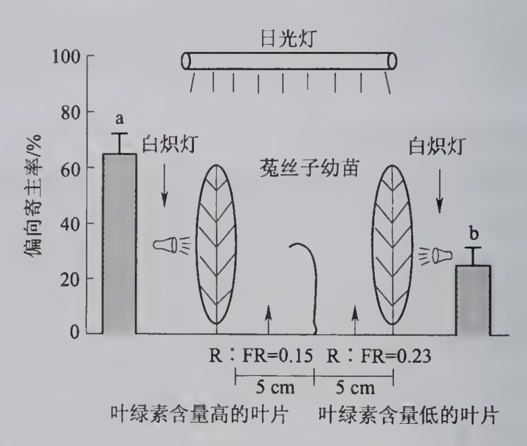


图 13.7　菟丝子偏向寄主生长的物理机制(据 Benvenuti *et al.*，2005 改绘)

这里还存在一个问题，即菟丝子偏向生长是不是较高叶绿素含量的甜菜叶片比较低叶绿素含量的叶片释放了较强的化学信号引起的呢？Benvenuti 等(2005)进一步将可透过红外线的玻璃置于叶片与菟丝子幼苗之间以阻隔叶片释放的化学物质，发现菟丝子幼苗向较高叶绿素叶片偏向生长的能力并没有改变。这一研究结论是菟丝子幼苗在不同叶绿素含量的相同寄主植物叶片中选择实验中得出的，对于菟丝子幼苗在不同寄主叶片、不同叶绿素含量情况下将作何种选择仍然需要进一步实验，不同寄主间菟丝子幼苗的选择的信号是否仍然是 R∶FR 的比例目前还不能下结论。

在自然生态系统中植物向光性是较普遍的现象，自养的植物偏向红和蓝光方向生长有利于避免向其他植物形成阴影区生长，以获取更多的光资源。而菟丝子向远红外线比例较高的方向生长对菟丝子获得更好的资源也是有利的，由于高叶

绿素叶片透过的远红外线的比例较高，菟丝子幼苗在众多的可选择的寄主中也就自然地偏向于叶绿素含量较高的可能寄生的植株，这对菟丝子寄生后获得更多的营养无疑是有利的(Haidar *et al.*,1997)。而 Runyon 等(2006)的研究却显示，菟丝子幼苗 TTH 现象是由于菟丝子以寄主释放的挥发性化学物质作为信号而产生的。Runyon 等以 *C. pentagona* 为研究材料，发现菟丝子幼苗不仅能偏向其偏好寄主(preferred host)番茄(*Lycopersicon esculentum*)植株生长，而且也可以偏向番茄挥发物源位置生长。菟丝子幼苗在没有偏好寄主存在时也向那些非偏好寄主(non-preferred host)小麦(*Triticum aestivm*)、凤仙花(*Impatiens wallerana*)方向生长，但是当菟丝子幼苗放置在其偏好寄主(番茄)与非偏好寄主(小麦)之间时，菟丝子幼苗却多偏向番茄方向生长。为了说明是挥发性物质的差异起了信号作用，Runyon 等(2006)采用提取的番茄和小麦挥发物分别放置在菟丝子幼苗两侧，菟丝子幼苗仍偏向番茄挥发物挥发源方向生长。为了避免挥发源光谱对菟丝子幼苗生长方向产生影响，采用挥发物弯曲进入接触寄生植物幼苗的方式(图 13.8)进一步对不同寄主释放的挥发物成分进行分析，并测定主要化学成分对菟丝子幼苗生长的影响。结果发现，番茄挥发物中的 β - 水芹烯(β - phellandrene)和香叶烯(β - myrcene)能显著吸引菟丝子幼苗偏向生长，α - 蒎烯(α - pinene)虽也能吸引菟丝子幼苗偏向生长，但能力较前两者弱。有趣的是小麦的挥发物中香叶烯(β - myrcene)的含量也很高，但小麦挥发物中的反式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇[(*Z*) - 3 - hexen - 1 - ol]有使菟丝子幼苗偏离其方向生长的能力。究竟是小麦在进化过程采用了主动释放拒绝菟丝子接近的物质，还是菟丝子幼苗因探测到了反式 - 3 - 己烯 - 1 - 醇存在，主动偏离小麦植株而寻找更合适的寄主，也就说，是寄主植物更有"智慧"，还是菟丝子更有"智慧"，这是一个有趣而有意义的科学问题(Trewavas,2003)。从菟丝子幼苗在没有偏好寄主存在时也向那些非偏好寄主方向生长的事实来看，菟丝子的选择能力似乎更强一些。

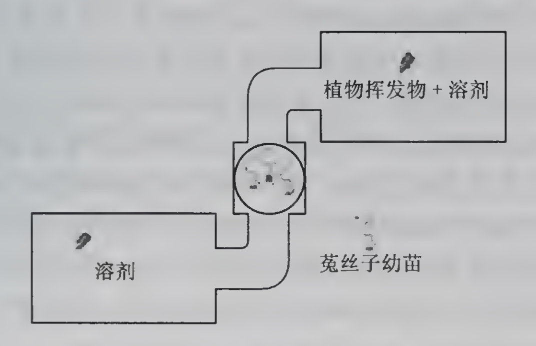


图 13.8　菟丝子幼苗偏向寄主挥发物生长(据 Runyon,2006 改绘)

虽然菟丝子幼苗大部分偏向偏好寄主生长，但总有一部分偏向非偏好寄主生长。这种现象对菟丝子种群的维持是有利的，这可使菟丝子种群不会因特定的偏好寄主因偶然因素出现死亡，而随之消失。同时大量的野外和田间观测也发现，菟

丝子幼苗对寄主的偏好程度是相对的,只要有多种可能的寄主存在,它都将在这些寄主中做出选择,而这种选择的依据则是这些寄主释放挥发性物质的差异(胡飞等,2005;刘子艳,2006)。菟丝子幼苗究竟是依据寄主的光谱差异,还是植物释放的挥发物而偏向生长的,不同文献中得出的结论是完全不同的。其实,物理因素和化学因素都可能在菟丝子幼苗的偏向生长中发挥了作用,需要将两种因素结合起来分析。从现有的结果来看,得出不同结论的原因有两种可能,一种可能是不同种菟丝子幼苗采用的信号有差异。二是物理信号是研究菟丝子幼苗对同一寄主(甜菜)不同营养状况下的选择时发现的,而化学信号的研究则是菟丝子幼苗在不同寄主间(小麦和番茄)选择的条件下发现的。因此,有可能是菟丝子幼苗在相同寄主间选择的依据是寄主植物的光谱信号,而在不同种寄主间的选择则是采用化学信号。

2. 茎寄生植物发生缠绕和吸器发生的信号

菟丝子幼苗在接触寄主后产生吸器,吸取寄主的营养生长。在自然群落中,菟丝子在不同寄主上生长状况存在很大的差异,也就是说在有多种可能寄主存在的条件下菟丝子会在这些可能的寄主间作出选择(Kelly *et al.*,1999)。茎寄生植物要成功地获取寄主的营养,就必须接触和缠绕寄主,茎寄生植物如何在众多的寄主中选择其缠绕的对象是茎寄生植物选择合适新寄主的关键。事实上,茎寄生植物从在一个寄主上生长到另一个寄主上寄生生长过程可细分为三步,即:第一步,向新寄主靠近,第二步,缠绕到新寄主上,第三步,产生吸器。

茎寄生植物根据什么向新寄主靠近的呢?Kelly(1992)在室内条件下研究了 *C. europaea* 在同一种寄主山楂树(*Crataegus monogyna*)茎上的行为。将带有生长点 *C. europaea* 茎捆绑在不同营养水平培养的山楂树的茎上观测 *C. europaea* 茎的生长行为。以菟丝子茎接近山楂茎可能发生缠绕,表示可以接受在该茎条上寄生;而以其远离山楂茎,即不可能发生缠绕,表示拒绝在该茎条上寄生。结果发现,不同营养(N)水平下山楂茎接受菟丝子寄生与拒绝寄生的比例是不同的(表13.2)。菟丝子选择的数量与山楂茎生长的营养水平关系密切,山楂茎生长营养水平高,菟丝子选择接受寄生的比例就高。在山楂茎营养中等水平条件下,菟丝子选择接受寄生与拒绝寄生的比例接近,而当山楂茎生长在营养水平极低条件下,菟丝子选择拒绝寄生的比例高,且出现死亡现象。这一结论可以解释菟丝子选择寄主标准,但并不能解释菟丝子是如何判断出山楂茎的营养水平的。胡飞等(2005)采用了与Kelly等(1992)相同的方法,在野外条件下研究了日本菟丝子(*C. japonica*)在四种不同寄主上的选择行为。发现在不同寄主间日本菟丝子选择寄主的量与寄主的N含量没有关系;且发现在菟丝子非偏好寄主上日本菟丝子不仅能迅速偏离,而且通过加速伸长以达到远离的目的。既然日本菟丝子远离那些非偏好寄主,但为什么在自然群落中仍然能观测到一些非偏好寄主上也不时有日本菟丝子寄生呢?通过野外连续观测发现,那些非日本菟丝子偏好的植物,在一定的条件下会成为日本菟丝子生存的"避难所"。

表 13.2　菟丝子生长行为与山楂营养水平的关系

	培养山楂茎的施 N 量	菟丝子茎接受寄生的数	菟丝子茎拒绝寄生的数	山楂茎的 N 相对含量
从营养胁迫到营养充足 ↓	1.87 mmol/L	9	15	0.727
	3.75 mmol/L	10	14	0.749
	7.50 mmol/L	14	10	0.796
	15.00 mmol/L	19	5	0.983

被寄生的蟛蜞菊(*Wedelia chinensis*,偏好寄主)受菟丝子寄生较长时间后,其和日本菟丝子的生物量均会显著下降。此时,一些与马缨丹(*Lantana camara*,非偏好寄主)邻近的寄生于蟛蜞菊上的日本菟丝子生长点接触到马缨丹发生缠绕并形成寄生关系,4 周后寄生在马缨丹上日本菟丝子的生物量均有所增加,但这种增加量远远小于其寄生在蟛蜞菊上的生物量的增加,并且这些寄生在马缨丹上日本菟丝子侧枝的生长速度也较慢。随着周围蟛蜞菊生物量的回升,日本菟丝子又向蟛蜞菊上蔓延,在马缨丹上的日本菟丝子的生物量又下降(胡飞等,2005)。这表明,在自然群落中一些植物虽然并不十分有利于日本菟丝子的寄生生长,但正是这些植物在日本菟丝子和其偏好寄主有可能同时消失的情况下为日本菟丝子提供了一个"避难所",自然群落中这种"避难所"的存在避免了日本菟丝子和其偏好寄主同时消失结果的发生。因此,寄主的多样性对日本菟丝子和寄主的生存都是有利的,这也是自然群落中寄生植物的危害要比由单一植物构成的人工群落(如作物)要小的重要原因。

对茎寄生植物而言,其与寄主接触、绕缠和产生吸器等过程都是在地上部进行的,而且它不可能像根寄生植物那样通过寄主的根分泌物来实现其与寄主的识别过程,所以茎寄生植物在没接触到寄主之前就开始识别的寄主信号不可能是寄主根分泌物。茎寄生植物对寄主的选择,只可能以它们之间能在地上部进行传递的化学物质为信号。而这种化学信号的传播只可能有 2 条途径,即雨雾淋溶和挥发途径。对于多分布于寄主的冠层的茎寄生植物,如果寄主释放的信号以淋溶方式传递,那么寄生植物就难以感受和识别。菟丝子茎在接触寄主茎前能够接受的寄主化学信号只可能是寄主释放的挥发性物质。对受日本菟丝子(寄生)危害差异不同的四种寄主构树(*Broussonetia papyrifera*)、蟛蜞菊(*W. chinensis*)、五爪金龙(*Ipomoea cairica*)和马缨丹(*L. camara*)鲜叶的挥发物的分析显示不同寄主间挥发物的差异十分显著(刘子艳,2006),这表明日本菟丝子完全可能根据这种差异来对寄主进行选择。

日本菟丝子对寄主进行左旋性缠绕,并产生吸器从寄主中获取足够的营养以维持其自身生长。有关日本菟丝子的左旋运动,以下两个问题不仅具有重要的科学意义,而且也是非常有趣的。① 日本菟丝子的左旋运动是其在接触到寄主后为产生吸器而发生的运动,还是在未接触寄主之前就一直以左旋方式进行运动并寻

找寄主？② 日本菟丝子的左旋运动规律在寄主释放挥发物条件下产生什么变化？对问题① 的初步研究显示寄生在不同寄主上的日本菟丝子不仅进行左旋运动，而且不同寄主上生长的日本菟丝子的运动方式有显著的差异。在 24 h 内，五爪金龙（非偏好寄主）上寄生的日本菟丝子的生长点转过的角度之和最大，旋转轨迹一圈多（达 451°，其中在 5 h 时达到一圈），其他的均未达到 360°。如马缨丹为 318°，蟛蜞菊为 296°，构树（偏好寄主）为 174°，转动总角度和的大小顺序与日本菟丝子的寄生危害程度基本相反（刘子艳，2006）。这是否表明在非偏好寄主上的日本菟丝子通过提高其左旋运动速度来寻找更合适的寄主呢？这需要进一步的野外试验来证实。但是日本菟丝子在寻找到寄主前是否一直进行旋转运动？这种运动是在生长点长出多少时开始的？随着生长点的伸长，在没有接触到寄主前会不会在某个阶段停止？这种运动的支点（轴心）离生长点有多远？这些有趣且有意义的问题，目前仍未解决。其实，植物运动一直是植物学家和大众感兴趣的自然科学问题（Yoshihara *et al.*，2005；2006），早在 1880 年，达尔文对植物生长过程中的旋转运动进行了详细的观察，除了茎的旋转外，还对实生苗的回转、叶、卷须和根的运动进行了描述。最近，Science 在其 Perspective 栏目中专门综述了有关植物长距离运动的形式（Nathan，2006）。事实上，无论是个体还是群体，植物在一定程度上都有不同形式的运动，虽然这些运动和动物相比可能是微不足道的，但这种运动对植物自身的生存和发展往往却是至关重要的（Holden，2006）。Katriona（2007）又在 Science 上撰文指出：植物运动是在植物特定的生命阶段受环境条件影响而进行的。

当菟丝子与寄主接触后，能否建立寄生关系的下一步是看其是否能对可能的寄主植物进行缠绕。当菟丝子接触寄主的茎皮后，两种因素可以影响菟丝子的缠绕行为，一是寄主的茎皮的物理特性，光、硬度和接触的力度等，另一种因素则是寄主皮中的物质成分构成。但究竟是何种因素占主导地位，抑或是两者共同起作用，目前仍没有统一的认识。Kelly（1990）首先获取阔叶长绿冠木月桂（*Malosma laurina*，为 *C. subinclusa* 偏好寄主）80% 乙醇的浸提物，然后用双向纸层析法分离得到 16 个黄酮类物质组分，将所得的 16 个黄酮组分的水溶液分别放入铝皿中，然后将 5 枝 5 cm 长带有生长点的 *C. subinclusa* 茎分别放入这些器皿中，使溶液刚浸没菟丝子茎，以观测这些菟丝子茎在不同组分黄酮中发生卷曲的情况。结果发现：与对照水相比，所选的 16 个组分黄酮溶液中的菟丝子茎发生弯曲的比例高，16 个组分间发生弯曲也有差异。在研究 *C. chinensis* 在不同品种大豆上危害程度时发现大豆植株总黄酮含量高的品种受危害也较重（李树学等，2007），这表明寄主植物中的黄酮类物质对菟丝子发生缠绕有诱导作用。进一步用捆绑法将 *C. subinclusa* 固定在月桂、黑芥（*Brassica cf. nigra*）和平顶绒毛蓼（*Eriogonum fasciculatum*）等 6 种经观测发现有菟丝子寄生的枝条上，结果发现，*C. subinclusa* 在 6 种植物上发生缠绕的数量与寄主含 N 量成正相关（Kelly，1990），这与日本菟丝子在 4 种不同寄主上寄生程度与寄主含 N 量无关不一致。造成两种研究不一致的原因，可能是两个研究所选的寄主数量均不多所致。总体上看，菟丝子发生缠绕诱导物质的研究目前还不深入和

详细，有许多问题需要更多的观测和实验才能有明确的结论。

寄主与菟丝子之间的物理信号主要有两个方面，即物理接触与光谱的差异。Haidar 等(1997；2003)研究了光、机械刺激以及外施玉米素对两种菟丝子 *C. campestris* 和 *C. indecora* 缠绕和吸器发生的诱导作用。黑暗下生长了 4 d 的菟丝子苗经玉米素处理 48 h，红光(照射 1 min)能刺激缠绕行为和吸器的产生，但红外线可使红光刺激发生逆转。蓝光、紫外线 A/红外线、蓝光/红外线或红光/红外线混合光长时间照射(24 h 或 48 h)可以诱导菟丝子苗发生缠绕和吸器的形成，诱导光强的下限值仅为1 μmol/(m^2 · s)。在黑暗条件下，机械刺激不会诱导缠绕和吸器的发生，但在蓝光或蓝光/红外线混合光照下能刺激缠绕和吸器的发生。外施玉米素可以替代蓝光和机械刺激而诱导缠绕和吸器的发生，隐花色素(cryptochromes)在蓝光诱导菟丝子缠绕和吸器发生过程中起重要的作用。而红光或红外线的增加都会影响菟丝子缠绕和吸器的发生，表明这一过程依赖于光敏色素(phytochromes)的形态。

黄建中等(1991)通过外施细胞分裂素、激动素(KT)和生长素类似物(NAA)分析了日本菟丝子(*C. japonica*)吸器发生与激素的关系，认为菟丝子吸器的形成可能受到内源细胞分裂素和生长素等多种激素共同调控，菟丝子在没有缠绕寄主之前，体内可能存在着这两类或几类激素的平衡，其中以生长素占主导地位，菟丝子茎不形成吸器。当菟丝子受到某些物理或化学因素的作用(如缠绕寄主的机械刺激，或光谱成分的变化等)，其内源激素的平衡状态发生了变化，以细胞分裂素占主导地位，因而促使菟丝子形成吸器。茎寄生植物无根藤(*Cassytha filiformis*)吸器的发生也与其激素水平有关，吸器发生时，玉米素含量变化较大，缠绕部位的玉米素分别高于未缠绕部位和已产生吸器部位 6 倍和 1 倍(姚东瑞，1994)。这表明吸器产生与玉米素密切相关，引起吸器发生的激素是茎寄生植物自我调节的结果，而不是由寄主提供的。从现有文献推测，茎寄生植物通过缠绕与寄主接触，诱导与寄主接触部位激素水平发生变化，从而引发了吸器的发生。不同寄主植株表皮的物质构成也会对吸器的发生产生影响，但一些茎寄生植物即使接触铁线等非植物表皮也能产生缠绕，甚至产生吸器，这表明机械接触是茎寄生植物吸器发生的外部必要条件。

三、木本茎寄生植物与寄主间寄生关系建立的机制

1. 槲寄生和桑寄生植物的生活史

槲寄生科(Viscaceae)和桑寄生科(Loranthaceae)植物多是半寄生性的灌木。槲寄生多为常绿小灌木，亚洲北部及欧洲均有分布，通常寄生于麻栎属、苹果属、白杨属和松属等树木，且有害于寄主。槲寄生植物茎柔韧呈绿色，叶呈倒披针形、革质、淡绿色。早春，叶间分出小梗，着生小花，淡黄色、单性和雌雄异株。从它们的生活史可以发现(图 13.9)，两科植物的种子传播和分布主要依靠某些鸟类，而这些鸟类主要以它们的果实为食，两者之间有着相互依存的密切关系(Kuijt，1969)。虽然槲寄生植物果实非常鲜艳，可以吸引取食的鸟类，但究竟是这些寄生植物果实的颜色，还是这些果实释放的气味或槲寄生的寄主植物的气味等吸引了取食的鸟

类目前尚不清楚。槲寄生与桑寄生植物和根或茎寄生植物与寄主关系的最大区别是,根寄生植物与茎寄生植物生活史的所有环节都是直接与寄主发生联系,而槲寄生和桑寄生植物则依赖于鸟或其他动物传播种子(图 13.10)。

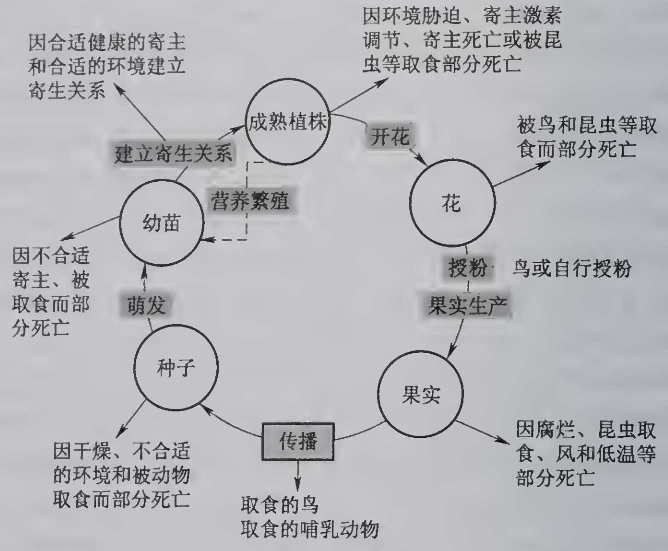


图 13.9　槲寄生植物的生活史

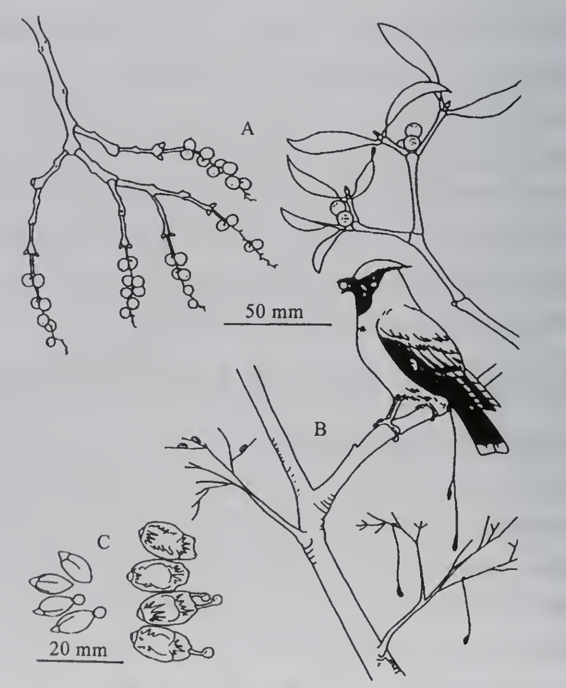


图 13.10　鸟与槲寄生种子的传播(引自 Yoshida *et al.* ,2001)

A. 槲寄生植物果实　B. 鸟取食、排泄、形成种子线附在植物枝上

C. 槲寄生种子(左)和萌发的槲寄生种子(右)

2. 槲寄生与桑寄生种子传播过程

鸟类对槲寄生和桑寄生植物种子的传播一般认为有 3 种方式，一是吞入果实，鸟消化过程使得果实表层被消化掉，具有胶质层包裹的种子随粪便排出时形成线状，即“种子线”(Reid,1991)，这保证了种子能顺利黏着在枝条上，传播到适宜的着生处，槲寄生特殊的生物学特征，尤其是果实的特殊结构导致了这种特殊的传播方式。二是吞入果实，消化后种子被吐出，由于黏在喙上，鸟类在树枝上擦喙而得以传播。三是啄食果肉时，果实被放在枝条上，果肉被啄离后种子黏留在枝条上得以传播(图 13.10)。桑寄生和槲寄生果实中种子外包着的胶质层黏性强，难以消化，这使得鸟类对其取食、消化和传播与一般情况不同。

鲁长虎(2003)调查了黑龙江帽儿山地区槲寄生情况，发现槲寄生寄主共有 9 种阔叶树，其中 78.0% 的槲寄生个体以杨树为寄主。槲寄生种子外面包裹一层胶质层，用以保证其果实自动脱落或被动物等其他外力碰落时不会黏在树枝上。在帽儿山秋、冬季常见的 7 种取食果实的鸟类中，只有太平鸟(*Bombycilla garrulus*)在野外觅食槲寄生果实。太平鸟在吞食果实后，种子外包胶质层随粪便排出，形成“种子线(seed strings)”黏在树枝上，槲寄生种子被传播到适宜的生境，在春天萌根生长，这意味着槲寄生和太平鸟之间形成了特定的互利系统。

绝大多数槲寄生着生在直径 1.5 ~ 4.5 cm 的主干侧枝和细侧枝上，这一枝条粗度远大于桑寄生类寄生的枝条(多为 1.4 cm 以下)(肖来云等,1994)。一般认为传播鸟类的栖位对槲寄生的种子的着生部位有决定作用，而这又受鸟体大小的影响(Yoshida *et al.* ,2001)。西双版纳桑寄生传播者啄花鸟(*Dicaeum* spp.)个体(体长约 9 cm)远小于太平鸟(体长约 18 cm)，因此，栖息枝条相对细一些，导致着生位置的不同。另一方面，作为槲寄生寄主的落叶树在深秋全部落叶后，槲寄生植物的黄绿色叶十分鲜明，俗称“冬青”或“树冬青”，果实的黄色或橙红色色泽鲜艳，在绿色叶子的衬托下，更显鲜艳夺目，有利于吸引鸟类觅食(Yoshida *et al.* ,2001)。

食果实鸟类可分两类，一种是专以一种或几种槲寄生果实为食，称专食者(obligate furgivores)，另一种是兼吃其他果实(Reid,1991)。槲寄生也可分两类，一种是依靠多种鸟类传播，另一种是依靠专食者传播。太平鸟除以槲寄生为食物外，还以多种食物为食。槲寄生在太平鸟的食物组成中占的比例并不大，只有在隆冬季节其他果实量少时，太平鸟才较多地取食槲寄生。因此，太平鸟并不是槲寄生的专食者(McPherson,1987; Yoshida *et al.* ,2001)，事实上太平鸟取食黄檗和山丁子较多，甚至由于其取食黄檗果实，俗称“黄连鸟”。槲寄生提供鸟类食物，而鸟类则帮助槲寄生进行种子的传播和扩散。一些学者认为这种互利关系是协同进化(coevolution)的结果，但不一定是一对一的协同进化(Reid,1990;1991)。

3. 槲寄生和桑寄生种子萌发与幼苗生长与寄主间的信号关系

早期的研究发现槲寄生种子可以在岩石和绳索等非生物的物体上萌发，这样，寄主可能不会直接对槲寄生种子萌发过程产生影响(Kujit,1969)；另一方面，培养基的类型和成分对槲寄生种子萌发没有影响。槲寄生的种子甚至可以在种皮没有

破裂前萌发(Larmont,1982; 1983;Yan,1993),似乎寄主化学信号对槲寄生种子的萌发没有影响。但也有一些研究却表明,槲寄生植物种子萌发、夹紧层(holdfast)和吸器的形成,甚至后期的成活率和生长状况均与寄主的种类有密切的关系(Clay *et al.* ,1985; Glazner *et al.* ,1988),期间的一些过程也涉及化学信号的作用。

Rödl(2002)对沙漠地区槲寄生植物 *Plicosepalus accaciae* 与其合欢属的寄主植物 *Acacia raddiana* 的研究发现,*P. accaciae* 种子在普通培养基(塑料底)、寄主 *A. raddiana*活树枝以及 *A. raddiana* 树皮混合培养基等三种基质上萌发虽然没有显著的差异,但是夹紧层(holdfast)的形成在不同培养基质有显著的差异,即在 *A. raddiana* 树皮混合培养基上夹紧层的发生率显著高于普通培养基上的发生率。不仅如此,*P. accaciae* 种子萌发后根系的生长方向也受不同基质的影响,在寄主树干上和用寄主树皮作培养基中,其萌发的种子根尖向逆光方向生长的比例也比在普通培养基上的高。这意味着寄主植物树干中可能存在化学信号诱导槲寄生根尖的生长方向,并刺激其在寄主表皮处产生夹紧层,为吸器的发生提供条件。相似的结果也在其他两种槲寄生植物 *Amyema preissii* 和 *Lysiana exocarpi* 种子萌发、夹紧层的形成和新出叶与寄主植物间关系中发现(Van,2006)。显然寄主植物对槲寄生种子的萌发没有影响,但却显著地影响夹紧层的形成和新出叶的生长。*A. preissii* 和 *L. exocarpi* 在其中两种偏好寄主(*A. nyssophylla* 和 *Myoporum platycarpum*)上夹紧层形成不仅多,而且形成也快。而新出叶在其中的一种偏好寄主 *A. nyssophylla* 上发生最快,其次是在两种非偏好寄主植物(*Eucalyptus oleosa* 和 *Excarpos aphyllus*)上出现较快。进一步发现,3 个月的 *A. preissii* 和 *L. exocarpi* 幼苗在不同寄主上的死亡率有显著的差异。6 个月后,其在偏好寄主植物上几乎不会死亡,而在其非偏好寄主植物上死亡率不断上升,直至完全死亡。这表明寄主植物可能的化学信号不仅对夹紧层的形成起重要的作用,而且一直对槲寄生的生长和发育起调节作用(Van,2006)。

四、重寄生植物与寄主间的信号机制

重寄生现象(hyperparasite)是指在寄主体内寄生两种以上的寄生物,但它们是食物链式的寄生,即第一种寄生物寄生于寄主体内,第二种寄生物又在第一种寄生物上寄生。这样第一种寄生物称为寄生物或原寄生物,第二种寄生物称为重寄生物,如果重寄生物上还有寄生物,则为二重寄生物。重寄生植物为半寄生性亚灌木,主要寄主为桑寄生科的显脉松寄生(*Taxillus caloreas* var. *fargesii*)。重寄生植物主要分布在路边、林缘空地等向阳处,并以小的缀块形式分布。重寄生植物的果实传播可能是啄花鸟(*Dicauem* spp.),而它们寄主的传粉媒介为黄腹花蜜鸟(*Nectarinai jularis*)等太阳鸟类。

重寄生植物长期的营寄生生活使其整个生活史均脱离了土壤,这样,重寄生植物的根基本上适应了寄生生活的特点,其根毛、根冠消失,整个根尖并没有像营自养植物根尖那样有明显的分区,而是在根的顶端形成了一个吸器。从吸器的显微

和超微结构可以看出，构成重寄生吸器的细胞都是一些细胞质浓厚，细胞核大，核仁大且多，线粒体丰富的小细胞。这些特点说明吸器细胞具有很强的分生能力，可以保证当吸器接触到寄主枝条上的皮孔或裂痕后，其腹面的初生吸根尽快发生并侵入寄主体内与寄主体内组织发生联系获取寄主的营养。重寄生植物的根尖只有在遇到寄主的枝条时才形成吸器，李冬雪(2004)曾经观察到，在被鸟排出的黏在一起的一堆重寄生植物果核中间，有一枚种子正在萌发，其乳黄色的根横过好几枚外围的果核但还没有接触到寄主的树皮，尽管这条根已经约 1 cm 长，但其根尖还没有成吸器状。而离这堆果核不到 2 cm 的寄主枝条上一枚单个的果核也在萌发，其根很短，仅有 3 ~4 mm，但已经与寄主树皮接触，其尖端形成了一个大大的吸器。因此推测，重寄生植物萌发种子的根在形成吸器时可能也需要来自寄主的信号，而信号的获得必须在其接触寄主树皮之后。在重寄生植物试图侵入寄主树皮的吸器前端有一些黏性物质，或许这些黏性物质能够溶解寄主树皮，以便吸器能够顺利侵入寄主体内。

茎寄生植物中菟丝子、无根藤等经常出现自寄生现象，特别在偏好寄主上表现最为明显。但这种现象是由于偏向寄主诱导生长的信号过强，还是由于寄主丰富的营养引起的，目前还不清楚，然而从寄生植物因自寄生经常导致寄主及其自身同时死亡的现象推测，这种依赖形成有可能是寄主的化学信号引起的。

五、结语

寄生植物与寄主种间化学识别虽然是化学生态学不断地取得进展的研究领域之一，但无论在广度和深度上都有待进一步的加强。广度上，寄生植物与寄主化学关系的研究主要集中于根寄生植物种子萌发和吸器发生的化学信号的研究，而对茎寄生、槲寄生、重寄生等与寄主之间的化学关系研究则刚刚起步，特别是对寄生植物与寄主建立寄生关系后与寄主间的化学信号关系几乎没有开展研究。另外，寄生植物都是种子植物，而种子植物在开花授粉过程的化学信号关系是十分重要的，这样，寄生植物开花授粉过程的化学生态学是非常值得探讨的。深度上，对寄主化学信号物质的鉴定一直是主要的难题，进展缓慢，这需要在研究方法上取得突破。由于寄主化学信号物质鉴定、纯化和富集的困难，导致难以开展对寄主释放信号物质机制的研究，对寄主产生这些化学信号物质的生化过程研究就更难以进行。

中国的寄生植物与寄主植物种间关系的研究，主要集中在对寄生杂草的防治方面，对寄生杂草与寄主作物之间的化学信号研究才刚刚开始，而且大多数研究还是为了对资源寄生植物开发利用。其实，无论是寄生杂草的防治，还是资源寄生植物开发利用，都必须阐明寄生植物与寄主植物种间的化学关系，尤其是寄主释放的化学信号对寄生植物的种子萌发和吸器发生的机制。只有这样才能有效地防治寄生杂草并达到寄生植物资源的合理利用的目标，如何针对中国特定的寄生植物资源，深入系统地探讨寄生植物与寄主植物种间的化学作用，是一个长期和富有挑战性的课题。

参考文献

胡飞,孔垂华.2003.寄生植物对寄主的化学识别.生态学报,23:965-971.

胡飞,孔垂华.2004.寄生植物对寄主选择和影响.应用生态学报,15:905-908.

胡飞,孔垂华,张朝贤,梁文举,王朋.2005.日本菟丝子对寄主的选择行为.应用生态学报,16:323-327.

黄建中,李扬汉.1991.外源细胞分裂素诱导日本菟丝子形成吸器的发育解剖研究.南京农业大学学报,14:23-28.

孔垂华,胡飞.2003.植物化学通讯研究进展.植物生态学报,27:561-566.

孔垂华,徐涛,胡飞.1998.胜红蓟化感物质间的相互作用研究.植物生态学报,22:403-408.

李树学,胡飞,孔垂华,谭中文.2007.不同品种大豆(*Glycine max*)对中国菟丝子(*Cuscuta chinensis*)寄生的生理生态响应.生态学报,27:2 748-2 754.

刘基焕.2005.锁阳种子发芽试验报告.现代中药研究与实践,19:12-15.

刘子艳.2006.日本菟丝子的生长和运动与寄主挥发物间的相互关系.华南农业大学硕士学位论文.

牛东玲,宋玉霞,郭生虎,马洪爱,李苗,郑国琦,高晓原.2006.肉苁蓉种子休眠与萌发特性的初步研究.种子,25:17-24.

李冬雪.2004.硬序重寄生(*Phacellaria rigidula* Benth)及其寄主协同进化的初步研究.南京林业大学博士学位论文.

李天然,许月英,戈建新,徐梅英.1989.肉苁蓉(*Cistanche deserticola* Ma)种子的萌发及与寄主梭梭(*Haloxylon ammodendron* Bunge)的关系.内蒙古大学学报(自然科学版),20:395-399.

骆蒙,苏格尔,刘基焕,敖特根.1993.锁阳种子萌发条件的研究.中国草地,(2):62-64.

鲁长虎.2003.槲寄生的生物学特征及鸟类对其种子的传播.生态学报,23:834-839.

宋文坚,金宗来,曹栋栋,周伟军.2006.寄生植物种子萌发特异性及其与寄主的识别机制.应用生态学报,17:335-339 .

王永峰,裴桂英,马赛飞,刘健,缑国华,薛旗.2007.大豆菟丝子防除研究.杂草科学,(1):50-51.

肖来云,普正和.1994.云南西双版纳桑寄生植物传播与鸟的关系研究.生态学报,14:128-134.

姚东瑞,郑晓明,黄建中,李扬汉.1994.寄生植物无根藤吸器发育过程中酸性磷酸酯酶与细胞分裂素变化的研究.植物学报,36:170-174.

Akiyama K. , Yashi H. 2006. Striolactones: Chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plants roots. *Annals of Botany*, 97:925-931.

Albrecht H. , Yoder J. L. , Phillips D. A. 1999. Flavonoids promote haustoria formation in the root parasite *Triphysaria*. *Plant Physiology*, 119:585-592.

Atsatt P. R. , Hearn T. F. , Heineman R. T. 1978. Chemical induction and repression of haustoria in *Orthocarpus purourascens* (Scophulariaceae). *Annals of Botany*, 42:1 177-1 184.

Benvenuti S. , Dinelli G, Bonetti A. , Catizone P. 2005. Germination ecology, emergence and host detection in *Cuscuta campestris*. *Weed Research*, 45:270-278.

Bergmann G. , Wegmann K. , Frichmuth K. , Samson E. , Kranz A. , Weigelt D. 1993. Stimulation of *Orobanche crenata* seed germination by (+)-strigol and structural analogies dependence on constitution and configuration of germination stimulants. *Journal of Plant Physiology*, 142:338-342.

Birschwilks M. , Haupt S. , Hofius D. , Neumann S. 2006. Transfer of phloem-mobile substances from the host plants to the holoparasite *Cuscuta* spp. *Journal of Experimental Botany*, 57 : 911-921.

Bouwmeester H. J. , Matusova R. , Sun Z. , Beale M. H. 2003. Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 6 : 358-364.

Bulter L. G. 1995. Chemical communication between the parasitic weed *Striga* and its crop host : a new dimention of allelochemistry. *American Chemical Society Series*, 582 : 158-168.

Chang M. , Lynn D. G. 1986. The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *Journal of Chemical Ecology*, 12 : 561-579.

Clay K. , Dement D. , Rejmanek M. 1985. Experimental evidence for host races in mistletoe *Phoradendron tomentosum*. *American Journal of Botany*, 72 : 1 225-1 231.

Conger B. V. 1999. Special issue on allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18 : 1-31.

Cook C. E, Whichard L. P. , Wall M. E. , Egley G. H. 1966. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour) : isolation and perperties of a potent stimulant. *Science*, 154 : 1 189-1 190.

Cook C. E. , Whichard L. P. , Wall M. E. , Egley G. H. , Coggon T. , Luhan P. A. , McPhail A. T. 1972. Germonation stimulants. 2. The structure of strigol—a potent seed germination stimulant for withcweed (*Striga lutea* Lour). *Journal of American Chemistry Society*, 94 : 6 198-6 199.

Darwain C. A. , Darwin F. 1980. *The power of movement in plants*. London : John Murray.

Daws M. I. , Pritchard H. W. , Van Staden J. 2008. Butenolide from plant-derived smoke functions as a striolactone analogue : evidence from parasitic weed seed germination. *South Africa Journal of Botany*, 74 : 116-120.

Dawson L. J. , Musselman P. , Wolswinkel I. , Dörr I. 1994. Biology and control of *Cuscuta*. *Reviews of Weed Science*, 6 : 265-317.

Dube M. P. , Oliver A. 2001. Striga gesnerioides and its host, cowpea : interaction and methods of control. *Canadian Journal of Botany*, 79 : 1 225-1 240.

Elizabeth P. 2006. Parasitic weed uses chemical cues to find host plant. *Science*, 313 : 1 867.

Frischmuth K. , Samson E. , Kranz A. , Welzel P. , Meuer H. , Sheldrich W. S. 1991. Routes to derivatives cf strigol (the witchweed germination factor) modified in 5-position. *Tetrahedron*, 47 : 9 793-9 806.

Gibot-Leclerc S. , Corbineau F. , Salle G. 2004. Responsiveness of *Orobanche ramosa* L. seeds to GR24 as related to temperature, oxygen availability and water potential during preconditioning and subsequent germination. *Plant Growth Regulation*, 43 : 63-71.

Gibson C. C. , Watkinson A. R. 1992. The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia*, 89 : 62-68.

Glazner J. T. , Devlin B. , Ellstrand N. C. 1988. Biochemical and morphological evidence for host race evolution in desert mistletoe, *Phoradendron californicum* (Viscaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 161 : 13-21.

Gomez-Roldan V. , Fermas S. , Brewer P. B. , Puech-Pagès V. , Dun E. A. , Pillot J. P. , Letisse F. , Matusova R. , Danoun S. , Portais J. C. , Bouwmeester H. , Bécard G. , Beveridge C. A. , Rameau C. , Rochang S. F. 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455 : 189-194.

Gurney A. L. , Press M. C. , Scholes J. D. 2002. Can wild relatives of sorghum provides new sources of resistance against *Striga* species? *Weed Research*, 42 : 317-324.

Haider M. A. , Orr G. L. , Westra P. 1997. Effects of light and mechanical stimulation on coiling and prehaustoria formation in *Cuscuta* spp. *Weed Research* ,37 :219-228.

Haider M. A. 2003. Characterization of the interaction between cryptochromes and phytochromes in blue light-induced coiling and prehaustoria development of dodder (*Cuscuta campestris*) seedlings. *Annual of Applied Biology*,143:57-62.

Haider M. A. , Orr G. L. , Westra P. 1997. Effects of light and mechanical stimulation on coiling and prehaustoria in *Cuscuta* spp. *Weed Research* ,37 :219-228.

Hauck C. , Muller S. , Schildknecht H. 1992. A germination stimulant for parasitic flowering plants from *Sorghum bicolor*, a genuine host plant. *Journal of Plant Physiology*,139 :474-478.

Holden C. 2006. Inching toward movement ecology. *Science*,313 :779-710.

Huang Q. L. , Russell P. , Stone S. H. , Zigler Jr. J. S. 1987. Zeta-crystallin, a novel lens protein from the guinea pig. *Current Eye Research* ,6 :725-732.

Jamison D. S. , Yoder J. I. 2001. Heritable variation in quinone induced haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria*. *Plant Physiology*,125 :1 870-1 879.

Katriona S. 2007. How the wood moves. *Science*,315 :1 231-1 232.

Kelly C. K. 1990. Plant foraging: a marginal value model and coiling response in *Cuscuta subincusa*. *Ecology*,71 :1 916-1 925.

Kelly C. K. 1992. Resource choice in *Cuscuta europaea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,89:12 194-12 197.

Kelly C. K. , Horning K. 1999. Acquisition order and resource value in *Cuscuta attenuate*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,96 :13 219-13 222.

Keyes W. J. , Taylor J. V. , Apkarian R. P. , Lynn D. G. 2001. Dancing together social controls in parssitic plant development. *Plant Physiology*,127 :1 508-1 512.

Kuijt J. 1969. *The Biology of Parasitic Flowering Plants*. Los Angeles: University of California Press.

Kuijt J. 1977. Haustoria of phanerogamic parasites. *Annual Review of Phytopathology*,17 :91-118.

Larmont B. 1982. Host range and germination requirements of some South Africa mistletoes. *South African Journal of Science*,78 :41-42.

Larmont B. 1983. Germination of mistletoes//Calder M. , Bernhardt V. *The Biology of Mistletoes*. Sindy: Academic Press.

Li R. B. , Bianchet M. A. , Talalay P. , Amzel L. M. 1995. The three-dimensional structure of NAD(P)H: quinone reductase, a flavor protein involved in cancer chemoprotection and chemotherapy-mechanism of the two-electron reduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 92: 8 846-8 850.

Lynn D. G. , Steffens J. C. , Kamat V. S. 1981. Isolation and characterization of the first host recognition substance for parasitic angiosperms. *Journal of American Chemistry Society*,103 :1 868-1 870.

Mangus E. M. , Zwanenburg B. 1992. Tentative molecular mechanisms for germination stimulation of *Striga* and *Orobanche* seeds by strigol and its synthetic analogues. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*,40 :1 066-1 070.

Mativenko M. , Wojtowicz A. , Wrobel R. , Jamison D. , Goldwasser Y. , Yoder J. I. 2001. Quine oxidoredutase message levels are differentially regulated in parasitic and non-parasitic plants exposed to allelopathic quinines. *Plant Journal*,25 :375-387.

Matúšová R. , Van Mourik T. , Bouwmeester H. J. 2004. Changes in sensitivity of parasitic weed seeds to germination stimulants. *Seed Science Research*, 14:335-344.

McPherson J. M. 1987. A field study of winter fruit preferences of cedar waxwings. *Condor*, 89:293-306.

Nathan R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313:786-788.

O' Malley R. C. , Lynn D. G. 2000. Expansin message regulation in parasitic angiosperms: marking time in development. *Plant Cell*, 12:1 455-1 466.

Orr G. L. , Haidar M. A. , Orr D. A. 1996. Small seed dodder (*Cuscuta planiflora*) phototropism toward far-red when in white light. *Weed Science*, 44:233-240.

Press M. C. , Phoenix G. K. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, 166:737-751.

Puustinen S. , Jarvinen O. , Tiilikkala K. 2001. Asymmetric competition between a hemiparasitic plant and a cyst nematode on a shared host plant. *Ecoscience*, 8:51-57.

Redecker D. , Kodner R. , Graham L. E. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*, 289: 1 920-1 921.

Reid N. 1990. Mutualistic interdependence between mistletoes (*Amyem aquandang*, Loranthaceae), and spiny-cheeked honeyeaters and mistletoebirds in an arid woodland. *Australian Journal of Ecology*, 15:175-190.

Reid N. 1991. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? *Australian Journal of Ecology*, 16:457-469.

Remy W. , Taylor T. N. , Kerp H. 1994. Four hundred-million-year old vesicular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 91:11 841-11 843.

Ripol J. L. , Timko M. P. 1991. Signals and regulation in the development of *Striga* and other parasitic angioserms//Verma D. P. S. *Molecular Signals in Plant-Microbe Communications*. CRC Press Inc.

Rödl T. , Ward D. 2002. Host recognition in a desert mistletoe: early stages of development are influenced by substrate and host origin. *Functional Ecology*, 16:128-134.

Runyon J. B. , Mescher M. C. , De Moraes C. M. 2006. Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science*, 313:1 964-1 967.

Siame B. A. , Weerasuriya Y. , Wood K. , Ejeta G. , Bulter L. G. 1993. Isolation of strigol, a germination stimulant for *Striga asiatica*, from host plants. *Journal of American Chemistry Society*, 41:1 486-1 491.

Smith D. 2000. The population dynamics and community ecology of root hemiparasitic plants. *American Naturalist*, 155:13-23.

Smith C. E. , Dudley M. W. , Lynn D. G. 1990. Vegetative/ parasitic transition: control and plasticity in *Striga* development. *Plant Physiology*, 93:208-215.

Smith C. E. , Ruttledge T. , Zeng Z. , O'Malley R. C. , Lynn D. G. 1996. A mechanism for inducing plant development—the genesis of a specific inhibitor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 93:6 986-6 991.

Solms-Laubaeh H. 1875. Das haustorium der loranthacen und der thallus der rattlesiaceen und balanophoreen. *Abh. Nature forseh Ges Halle*, 13:238-276.

Song W. J. , Zhou W. J. , Jin Z. L. , Cao D. D. , Jocl D. M. , Takeuchi Y. , Yoneyama K. 2005. Germina-

tion response of Orobanche seeds subjected to conditioning temperature, water potential and growth regulator treatments. *Weed Research*, 45:467-476.

Steffens J. C., Lynn D. G., Kamat V. S., Riopel J. L. 1982. Molecular specificity of haustorial induction in *Agalinis purpurea*(L.) Raf. (Scrophulariaceae). *Annals of Botany*, 50:1-7.

Trewavas A. 2003. Aspect of plant intelligence. *Annual of Botany*, 92:1-20.

Umehara M., Hanada A., Yoshida S., Akiyama S., Arite T., Takeda-Kamiya N., Magome H., Kamiya Y., Shirasu K., Yongyama K., Kyozuka J., Yamaguchi S. 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 455:195-200.

Van Z. G. 2006. Germination and seedling development of two mistletoes, *Amyema preissi* and *Lysiana exocaroi*: Host specificity and mistletoe-host compatibility. *Austral Ecology*, 18:419-429.

Van Hezewijk M. J., Van Beem A. P., Verkleij J. A. C., Pieterse A. H. 1993. Germination of *Orobanche crenata* seeds, as influenced by conditioning temperature and period. *Canadian Journal of Botany*, 71:786-792.

Watling J. R., Press M. C. 2001. Impacts of infection by parasitic angiosperms on host photosynthesis. *Journal of Biology*, 3:244-250.

Xie X., Yoneyama K., Kusumoto D., Yamada Y., Yokota T., Takeuchi Y., Yoneyama K. 2008. Isolation and identification of alectrol as, a novel germination stimulant for root parasitic plants. *Phytochemistry*, 69:427-431.

Yasuda N., Sugimoto Y., Kato M., Inanaga S., Yoneyama K. 2003. (+)-strigol, a witchweed seed germination stimulant, from *Menispermum dauricum* root culture. *Phytochemistry*, 62:1 115-1 119.

Yan Z. 1993. Germination and seedling development of two mistletoes, *Amyema preissii* and *Lysiana exocarpi*: host specificity and mistletoe-host compatibility. *Australian Journal of Ecology*, 18:419-429.

Yoder J. I. 2001. Host-plant recognition by parasitic *Scrophulariaceae*. *Current Opinion in Plant Biology*, 4:359-365.

Yoneyama K., Takeuchi Y., Yokota T. 2001. Production of clover broomrape seed germination stimulants by red clover requires nitrate but is inhibited by phosphate and ammonium. *Physiologia Plantarum*, 112:25-30.

Yoshida M., Arakida A., Arakida N. 2001. Seed dispersal of mistletoe *Hyphear tanakae* by birds. *Strix*, 19:115-120. (in Japanese with English abstract)

Yoshihara T., Iino M. 2005. Circumnutation of rice coleoptiles: its occurrence, regulation by phytochrome, and relationship with gravitropism. *Plant, Cell and Environment*, 28:134-146.

Yoshihara T., Iino M. 2006. Circumnutating of rice coleoptiles: its relationships with gravitropism and absence in lazy mutants. *Plant, Cell and Environment*, 29:778-792.

植物根分泌物与根际化学作用

第 14 章

孔垂华[①]

摘　　要

植物和其他有机体的化学作用在自然和人工生态系统中占有重要位置，这一作用关系可以发生在空气、水和土壤三种载体中。植物光合作用产物能大量地通过庞大的根系释放到土壤中，这些根分泌物必然与土壤及土壤中的生物产生相互作用。因此，植物与土壤界面，尤其根际是植物与土壤动物、微生物以及其他植物根系进行化学作用的重要场所。现已证明，植物和其他有机体在根际的化学作用是通过根分泌物中活性有机小分子为媒介进行的，这些作为媒介的有机小分子称为种间次生物质(allelochemical)。种间次生物质在根分泌物中的种类和浓度是决定植物根际化学作用效应的直接因素。探明这些物质及其相应的效应对阐明根际作用及根际对话有着重要意义。本章综述植物与土壤动物、植物与土壤微生物以及植物种间、种内在根际通过种间次生物质为媒介的化学作用，为从化学生态学的角度探讨植物的根际作用提供思路。

---

① 中国农业大学资源与环境学院，北京 100193，E-mail：kongch@cau.edu.cn

前言

植物在生态系统中占有重要地位，植物与生态系统中的其他有机体及环境存在着各种相互作用关系，其中通过化学物质为媒介的相互作用关系已成为科学研究的前沿之一（孔垂华，2002；Dixon，2001；Rausher，2001）。与动物不同，植物一旦萌发定植就不能通过移动位置来回避生态系统中其他生物和非生物因子的作用，但植物能通过合成和释放特定的化学物质对其他有机体及环境产生化学响应。如植物能产生毒素防御昆虫取食或微生物侵染（李绍文，2001；Dixon，2001；Rausher，2001），植物也能释放化学物质影响邻近植物的萌发和生长（孔垂华和胡飞，2001；Fitter，2003），尤其是近年发现，植物种间、种内也能通过化学物质进行化学识别及信息传递（孔垂华和胡飞，2003；Farmer，2001）。植物和其他有机体的化学作用是植物长期以来为生存而与其他有机体形成的一种适应机制，这种机制的阐明将能重新审视植物与其他有机体的种间关系。

对陆生植物而言，植物与其他有机体的化学作用只能是在空气和土壤两种载体中进行。植物与其他有机体经空气载体进行的化学作用近年已取得重要进展，但由于土壤载体的复杂性和植物根系的多样性（Copley，2000；Chapin，2001），植物经土壤载体与其他有机体进行的化学作用研究还面临着巨大的挑战。当前的生态学正走向地下，地下生态学（belowground ecology）成为近年生态学研究的热点和焦点领域（贺金生等，2004；Copley，2000）。同样，植物化学生态学也更多地关注于植物根系与土壤有机体的化学作用方面。愈来愈多的研究表明，植物在地上部分与其他有机体发生的化学作用同样也在地下部发生，特别是地下部发生的化学作用可以直接影响植物在地上部的化学防御，植物地下和地上部存在着明显的生态相互作用（Bertin *et al.*，2003；Bais *et al.*，2006；Dudareva *et al.*，2006）。与地上部挥发性物质介导的化学作用不同，植物与其他有机体在地下土壤中发生的化学作用主要是以非挥发性的根系分泌物为媒介。这样植物与土壤中其他有机体的化学作用主要发生在植物根际，因此，阐明植物根分泌物与根际化学作用具有重要意义。

一、根分泌物与根际化学作用

众所周知，植物在整个生长过程中都要通过根系与土壤进行物质和能量交换，植物光合作用产物大量地通过庞大的根系释放到土壤中，植物根系化学物质的释放与植物生长同步。如在自然草地生态系统中，植物每年每公顷产生的干物质约为 10 000 kg，而进入到土壤中的根分泌物（包括细胞脱落物）就达 2 000 kg（Chapin III and Ruess，2001）。植物地上部光合作用固定碳除维持植物的生长发育外，还必须在根系和土壤中分配（图 14.1），依据植物种属差异，最低 5% 最高 70% 的光合作用固定碳能通过根系进入土壤，这些从根系分泌的光合作用产物是有机碳循环的重要组成部分（Morgan，2002；Farrar，2003）。

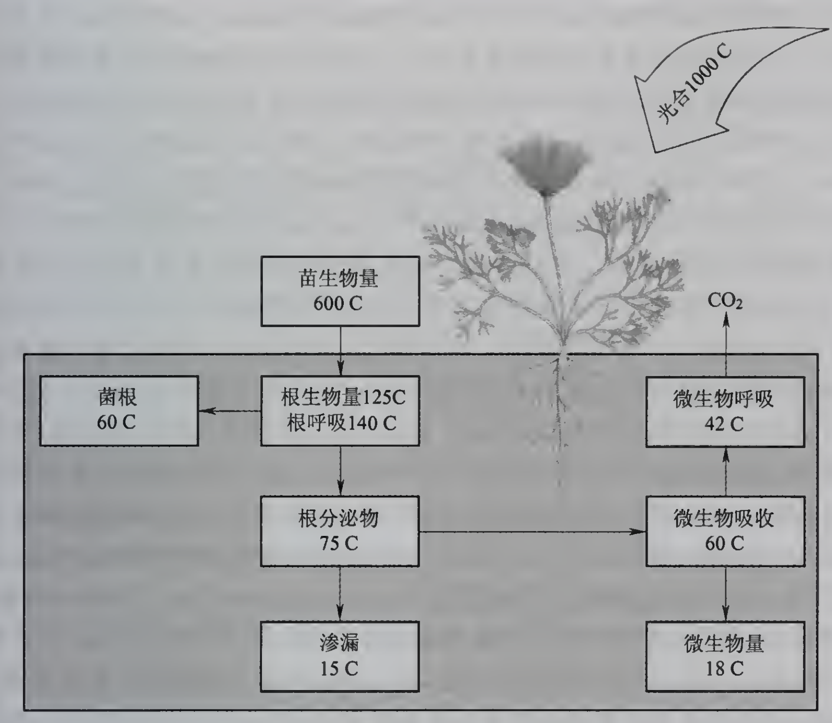


图 14.1　植物光合作用固定碳的分配

植物根系与土壤进行物质和能量交换主要发生在根际，植物与土壤其他有机体的化学作用也主要发生在根际。所谓根际是指围绕植物根系表面 0～2 mm 的区域（Bertin *et al.*，2003），其实在现实中很难区分根际土壤和非根际土壤，尤其是须根植物的根际土壤和非根际土壤。但根系周围土壤确实是植物与土壤进行物质和能量交换最活跃的场所，植物与土壤其他有机体的化学作用大多是指根际化学作用（Bais *et al.*，2006）。

植物光合作用产物一旦从根系释放到土壤中，就必然与土壤生物和非生物因子发生相互作用，尤其是直接影响土壤微生物群落和土壤养分的存在状态及可利用性（Ashton *et al.*，2008；Kulmatiski and Kardol，2008）。不仅如此，植物还可以通过根分泌物中的特定化学成分与土壤动物、微生物以及其他植物根系发生一系列的化学作用（Bais *et al.*，2006）。一般而言，植物根分泌物都能够润滑、软化土壤，改善根系生长条件，通过螯合金属离子等途径活化土壤营养元素和提供土壤微生物碳源。除此之外，植物根分泌物还具有根际化学防御和根系化学识别通讯的功能，但植物的根际化学防御和根系化学识别通讯具有植物种属性，其发生取决于植物种是否能合成释放相应的化学防御和通讯传递物质（孔垂华和胡飞，2003；Semchenko *et al.*，2007a；2007b）。

现已证明，植物释放到土壤中的物质能够被其他植物种子和微生物利用，许多土壤中的植物种子和微生物是通过对植物根分泌物的识别而萌发或聚集的。长期

种植同一类作物的耕作地，其杂草种类以及形成的群落基本是稳定的。在这些耕作地中，一些类别的杂草种子能够萌发生长，而另一类别的杂草种子则不能萌发生长，然而那些不能萌发的杂草种子如转移到其他耕作地中则可以很好地萌发生长，造成这一现象的重要因素之一就是作物释放到土壤中的化学物质（孔垂华和胡飞，2001）。同样，植物释放到土壤中的物质能够被微生物利用，许多土壤微生物是通过根分泌物的化学趋向响应（chemotactic response）而在作物根际聚集，从而影响土壤微生物种群的变化。有益的微生物通过化学识别聚集在根际促进作物生长，而有害的微生物在根际聚集则危害作物生长（这些通过化学识别在根际聚集的有害微生物则成为"植物天敌"）。不仅如此，根分泌物介导的土壤中病原菌种群动态的变化甚至决定一种外来植物能否成功定植入侵（Mitchell and Power，2003）。最近在对欧洲矢车菊（*Centaurea maculos*）入侵美洲的研究中发现，矢车菊在欧洲灭菌土壤中的长势比在未灭菌土壤中强 9 倍，显示欧洲土壤中病原菌成为抑制矢车菊生长的天敌。而在美洲的土壤中生长的矢车菊不仅逃避了欧洲土壤中病原菌天敌的抑制，而且通过根分泌物影响了土壤中的微生物种群动态变化，并培养出有利于自身生长的菌根真菌从而成功入侵（Callaway *et al.*，2004）。这表明，作物/杂草/土壤微生物种间关系中蕴藏着许多重要的科学问题，尤其是三者种间通过根分泌物为媒介的化学作用意义重大。近年利用微生物控制杂草成为热门的课题，但目前尚无根本性突破。如果系统阐明作物/杂草/土壤微生物三者的化学作用关系，这将有利于寻找有效的杂草微生物天敌。

所有的植物都可以从根系伸长部位通过扩散、离子通道和泡囊传送三种途径释放化学物质到土壤中，植物根分泌的化学物质复杂多变，笼统地可分成水和无机离子、高分子有机聚合物和低分子的有机化合物三大类（Pinton *et al.*，2001）。水和无机离子成分简单，功能也明晓，高分子有机聚合物成分虽复杂，但主要是树脂、黏胶质、蛋白质和多糖。树脂、黏胶质和蛋白质主要通过泡囊传送途径从根系释放，它们的功能是增加根系在土壤中伸长的润滑效应和形成保护层防御土壤毒素或微生物的侵害，而多糖则通过离子通道途径从根系释放，主要为土壤微生物提供碳源。植物通过扩散途径释放的低分子有机物则不仅种类繁多，而且功能各异，常见的有单糖和低聚糖、氨基酸和非蛋白氨基酸、有机酸和简单酚类物质。这些低分子有机物主要作为土壤微生物的碳源，有机酸、氨基酸和简单酚类物质在根系吸收土壤营养元素方面也起着一定的重要作用。近年发现一些根分泌的氨基酸，特别是非蛋白氨基酸在根际化学作用中起重要的作用（Bertin *et al.*，2003）。许多豆科植物的种子和根可以分泌 canavanine 和 L－dopa（图 14.2），这两种非蛋白氨基酸可保护豆科植物免受土壤病原菌和害虫的伤害（Bell，2003）。禾本科植物酥油草（*Festuca rubra* L. ssp. *commutata*）的根分泌的间酪氨酸（*m*－tyrosine）则是一种水溶性的植物毒素（图 14.2），对很多与其共生的植物生长均有强烈的抑制作用。酥油草通过根系分泌的间酪氨酸这一非蛋白氨基酸化感物质是其能在草地中排挤其他竞争植物，形成优势种群的关键因子。有趣的是，间酪氨酸的化感活性明显强于其

异构体邻酪氨酸(*o* - tyrosine)或对酪氨酸(*p* - tyrosine),表明化感物质的立体结构显著影响活性(Bertin *et al.* ,2007)。

canavanine　　L-dopa　　间酪氨酸

图 14.2　植物根分泌的非蛋白氨基酸

除了常见的单糖和低聚糖、氨基酸和非蛋白氨基酸、有机酸和简单酚类物质,植物根系分泌的低分子有机化合物还几乎包括所有有机化学类型的次生代谢物质(Pinton *et al.* ,2001;Bertin *et al.* ,2003),这些物质虽然只占根分泌物量的很少部分,但种类繁多而且随植物种属及所处生境发生变化,可正是这些量少但种类众多的次生物质才是植物和其他有机体在根际进行化学作用的媒介(Bertin *et al.* ,2003;Walker *et al.* ,2003)。这些作为根际化学作用媒介的活性有机小分子一般称为 allelochemical,allelochemical 在根分泌物中的种类和浓度直接决定植物根际化学作用效应。必须指出,作为植物与其他有机体在空气或土壤载体中进行化学作用媒介的次生物质称作 allelochemical,其中文译称依据所发生的相互作用差异而有所不同,如植物与植物种间的化学抑制或促进作用的 allelochemical 称为"化感物质",但植物与昆虫种间的化学作用则不能称为"化感物质",而称为"种间次生物质"较妥。事实上,allelochemical 是指除了仅作为第二种有机体食料的物质外,一种有机体产生的对另一种有机体生长发育、行为和种群生物学等产生影响的化学物质(孔垂华和胡飞,2001;Whittaker and Feeny,1971)。

植物和其他有机体可以通过根分泌物为媒介在土壤,尤其是根际发生一系列的化学作用(图 14.3),这些所谓的根际化学作用主要是指植物与土壤中的动物、微生物和其他植物根系通过根分泌物中的 allelochemical 所进行的种间化学效应(Bertin *et al.* ,2003;Walker *et al.* ,2003;Bais *et al.* ,2006)。另一方面,不仅根分泌物影响土壤和环境因子,土壤和环境因子也影响根分泌物的合成释放及其根际化学作用,根分泌物和根际化学作用甚至能介导植物和土壤间的生态相互作用(Morgan,2002;Wardle *et al.* ,2004)。目前根际化学作用的机制所知甚少,尤其是根际对话的化学信号及传递机制还处于突破的前夕,但愈来愈多的研究表明这是一个富有挑战的科学前沿。

二、植物与动物在根际的化学作用

植物能合成、释放毒素防御动物的取食这是早已熟知的事实(李绍文,2001),近 10 余年一个最重要的发现是,植物对动物的化学防御可以是动态和间接诱导发生的。当昆虫取食植物时,植物可通过昆虫口腔分泌物识别,然后向空气中释放挥

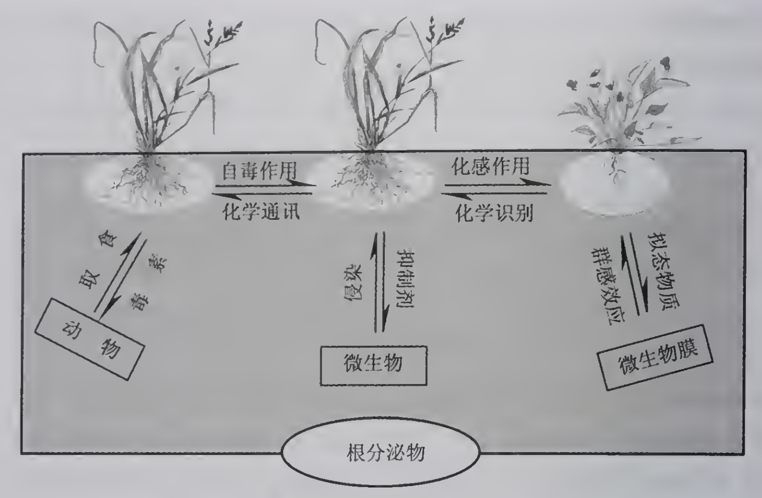


图 14.3　植物与其他有机体在根际的化学作用

发性的低分子单萜吸引寄生蜂等天敌来捕食昆虫，即所谓的作物/害虫/天敌三营养链中化学生态关系（Kesseler and Baldwin，2001）。不仅如此，植物遭受虫害时除了能释放引诱天敌的物质外，还能向空气中释放茉莉酸甲酯等挥发性物质通知邻近的植物产生抗性物质及时抵制昆虫的侵食（Baldwin and Schultz，1983；Farmer，2001）。这些关系的阐明对构建健康的农业生态系统有重要的指导作用，对于自身在虫害下不能释放物质吸引天敌的植物来说，可以通过合理间套作其他植物种来实现。如柑橘园间引种杂草胜红蓟（*Ageratum conyzoides*），胜红蓟释放的挥发性萜类物质能吸引捕食螨（*Amblyseius* spp.），而捕食螨正是害虫柑橘红蜘蛛（*Panonychus citri*）的天敌，这样柑橘园通过间种胜红蓟而能有效地控制红蜘蛛的危害（Kong *et al.*，2004；2005）。

上述植物与动物的化学作用虽然大多发生在地上部并在空气载体中进行，但愈来愈多的证据表明，这些植物与动物的化学作用也可以发生在地下土壤中，尤其是许多植物地上部与动物的化学作用是通过植物根际化学信号传递而实现的（Bezemer，2005）。植物根和根分泌物中都包含对土壤动物有拒食活性的成分（Bais *et al.*，2001），南美酢浆草（*Oxalis tuberosa*）根分泌的 β－卟啉类生物碱、骆驼蓬碱（harmine）及二氢骆驼蓬碱（harmaline）对土壤多噬性动物有很强的毒性，而且这些生物碱对动物的活性是受紫外线激活的。南美高原紫外线辐射强烈，种植的酢浆草根分泌的这些生物碱通过紫外线激活可有效地抵御土壤 *Mycrotrypes* 属幼虫的侵食（Bais *et al.*，2002）。另一方面，植物在昆虫侵食后根分泌的化学信号物质也可以通过根系在土壤载体中传递和交换。当蚜虫取食豆科植物时，豆科植物就从根系分泌黄酮和环黄嘌呤等分子，其他未被蚜虫取食的豆科植物通过根系识别这些化学信号分子从而产生抵御蚜虫取食的抗体或释放挥发性物质吸引蚜虫天敌（Chamberlain *et al.*，2001；Dicke and Dijkman，2001）。

植物地上部分与地下部分相互关联，植物与动物的根际化学作用同样影响植

物地上部，当植物根系被昆虫取食后，植物地上部会产生相应的化学响应。黑芥(*Brassica nigra*)根系一旦被害虫葱蝇(*Delia radicum*)取食，其地上部茎叶的硫苷浓度明显上升，这样就对地上部的害虫大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)的取食和产卵产生负效应。同时，天敌纹白蝶绒茧蜂(*Cotesia glomerata*)更喜欢在根系没有受到伤害的黑芥植株上捕食害虫大菜粉蝶(Soler *et al.*，2007)。这一研究表明，植物根系被地下植食者侵食后也能释放挥发物吸引天敌来捕食地上部植食者。最近的研究还发现，棉花地上叶片被谷实夜蛾(*Helicoverpa zea*)取食或棉花地下部根系被根结线虫(*Meloidogyne incognita*)侵害时，棉花地上部都释放大量的有机挥发物质，特别是当棉花地上叶片和地下部根系同时被谷实夜蛾和根结线虫侵害，棉花释放有机挥发物质的量剧增，抗性也增加(Olson *et al.*，2008)。可是，这一影响因植物种类不同而有较大的差异。虽然玉米无论是被取食叶片的灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)侵害还是被取食根系的根萤叶甲(*Diabrotica virgifera*)取食均可释放挥发物分别吸引地上灰翅夜蛾或地下根萤叶甲的天敌，但当玉米叶片和根系同时遭受地上部灰翅夜蛾或地下部根萤叶甲两种害虫侵食后，玉米对害虫的抗性和释放挥发物吸引天敌数量却明显降低(Rasmann and Turlings，2007)。

线虫是土壤中数量最多的动物，一些线虫如根寄生线虫严重危害植物的生长发育。许多植物在遭受线虫侵害时，可以根分泌杀灭线虫的化合物以防御土壤线虫，但线虫可以在土壤中迁移流动，它们可以选择未被伤害的植物根系以避开根分泌的杀线虫物质。为了应对线虫这一特性，植物一旦被线虫侵害往往释放大量的根分泌物，如三叶草(*Trifolium repens*)的根被寄生线虫(*Heterodera trifolii*)侵害时就是通过增加释放根分泌物以避免进一步的危害(Yeates，1999)。另一方面，一些线虫能克服植物根分泌的防御物质，反而利用植物根分泌的特定化合物寄生。大豆线虫(*Hetrodera glycines*)是世界性分布的重要寄生线虫，其寄生于大豆和其他豆科植物根部，严重影响被寄生植株的生长发育。大豆雌线虫释放性信息素吸引雄线虫前来交尾，交尾后的雌线虫逐渐成为了包囊在土中越冬，次春孵化后的土壤幼虫以发芽大豆根分泌的信号物质迁移到大豆根部定居。大豆根分泌的这一引诱大豆线虫的有效化合物早已被分离鉴定并命名为 glycinoeclepin A(Masamune *et al.*，1982)，最近 glycinoeclepin A 的类似物也被人工合成(Giroux and Corey，2008)。天然分离的 glycinoeclepin A 及其人工合成的 glycinoeclepin A 类似物(图 14.4)均能在低浓度诱导土壤中大豆线虫的迁移。

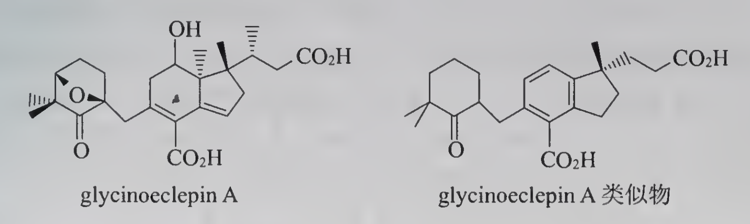


图 14.4　大豆根分泌的 glycinoeclepin A 及其类似物

非常有意义的是，植物/线虫/病原微生物也像作物/害虫/天敌三营养链一样存在着化学作用关系（Bais *et al.*，2006）。植物从根系释放大量的有机物，微生物以这些有机物为碳源而聚集在根际，而以微生物为食料的捕食性线虫则到根际取食微生物。*Caenorbabditis elegans* 是土壤中一类以各种细菌和有机体的降解物为食的线虫，它们通过识别根系释放的化合物将根瘤菌 *Sinorbizobium meliloti* 转到豆科植物 *Medicago truncatula* 根际（Horiuchi *et al.*，2005）。这表明，豆科植物根分泌物/土壤线虫/根瘤菌三者之间存在着有益的化学作用关系。植物、土壤线虫和土壤微生物通过根分泌物在根际的三营养链的化学作用有着重要的意义，如果植物能通过根分泌物诱导捕食性线虫取食根际病原微生物，实现植物/捕食性线虫/病原微生物三营养链通过根分泌物为媒介的化学作用，这不仅有助于理解复杂多变的根际作用效应，而且可以开拓土壤根寄生线虫控制的新途径。只是由于根系和土壤生物因子相互作用的复杂性，阐明这方面的机制还需要更广泛和深入的工作。

三、植物与微生物在根际的化学作用

与植物和动物在根际化学作用相比，植物与微生物在根际的化学作用很早就被认识并进行了广泛深入的研究，1904 年 Hiltner 首次提出根际效应的概念就是因为发现在根系周围微生物种群激增的现象。现在 Hiltner 100 多年前提出的微生物可被植物根分泌物吸引的假设已被证明，即土壤微生物可以通过对植物根分泌物的化学趋向响应在根际聚集，从而影响土壤微生物种群的变化，根际微生物的趋化性（chemotaxis）现在已是一个热点研究问题（Bacilio – Jimenez *et al.*，2003；Bais *et al.*，2006）。不仅如此，植物根系释放的化学物质还可以被微生物识别从而开启植物与土壤微生物的根际对话。如一些对植物有益的植物促生菌（plant growth-promoting bacteria，PGPB）能够通过对植物根系所释放信号的识别以及对根分泌物中糖和氨基酸的化学趋向性而在植物根系表面定殖，进而通过产生固氮螺菌（*Azospirillum*）等植物激素促生菌（Steenhoudt and Vanderleyden，2000）和抑制病原菌感染的假单胞菌（*Pseudomona*）等生防菌（Bais *et al.*，2006）等手段对植物生长产生促进作用（Somers *et al.*，2004；Gray and Smith，2005）。

水稻根系释放糖、氨基酸和化感物质（表 14.1），虽然水稻根系释放的这些物质的种类和浓度依据品种的不同而有显著的差异，但其中的糖和氨基酸主要使细菌产生趋化响应（Bacilio – Jimenez *et al.*，2003），而化感物质不仅抑制伴生杂草而且调节水稻根际微生物群落结构（Kong *et al.*，2004a；2008b）。尤其是水稻化感品种根分泌的 5，4′ – 二甲氧基 – 3′，5′ – 7 – *O* – *β* – 葡萄糖黄酮苷（5，4′ – dihydroxy – 3′，5′ – dimethoxy – 7 – *O* – *β* – glucopyranosylflavone）显著地影响土壤细菌、氨化细菌、真菌和放线菌（图 14.5）。特别有趣的是，这个黄酮苷一旦释放到根际就在土壤因子的作用下迅速分解成葡萄糖和苷元 5，7，4′ – 三羟基 – 3′，5′ – 二甲氧基黄酮（Kong *et al.*，2007），葡萄糖激活土壤细菌，而苷元黄酮却抑制土壤真菌，特别是病

原菌 *Pyricularia oryzae*(Nakazato *et al.*,2000;Kong *et al.*,2004b),这意味着水稻化感品种可以通过根分泌特定分子建立有利于自身生长的土壤微生物群落结构。

表 14.1　水稻根系释放糖、氨基酸和化感物质

组分	含量/(μmol · g^{-1})	
	化感品种(PI312777)	非化感品种(辽粳-9)
总糖	295.3 ±10.5	327.6 ±11.8
葡萄糖	280.5 ±13.1	298.4 ±12.6
其他糖*	10.8 ±1.3	21.6 ±2.7
总氨基酸	8.6 ±1.1	9.2 ±1.4
组氨酸	1.4 ±0.3	1.6 ±0.2
脯氨酸	1.1 ±0.1	1.0 ±0.4
缬氨酸	1.5 ±0.5	1.7 ±0.2
其他氨基酸**	3.2 ±0.8	3.7 ±0.6
总化感物质	1.8 ±0.5	0.2 ±0.1
黄酮苷及苷元	0.8 ±0.2	痕量
其他化感物质***	0.9 ±0.1	痕量

* 葡萄糖占水稻根分泌单糖总量的 90% ~95%,而水稻根分泌的其他单糖包括阿拉伯糖、甘露糖、半乳糖、葡萄糖醛酸和木糖,不足总量的 10%。

** 其他氨基酸包括丙氨酸、甘氨酸、天冬氨酸、精氨酸、酪氨酸和甲硫氨酸。

*** 倍半萜内酯 momilactone B 和 3-异丙基-5-乙酰基环己烯-1-酮。

黄酮是植物普遍生物合成的酚类物质,广泛分布于植物的各种器官和组织中,在植物正常的生理活动中具有多种重要的生物学功能(Harborne,1999)。不仅如此,黄酮也是植物与其他有机体发生根际化学作用的关键物质。许多植物根分泌的黄酮能作为化感物质抑制伴生植物种(Kong *et al.*,2006;Alford *et al.*,2007),尤其是作为化学信号介导植物与根际微生物作用。众所周知,根瘤菌与豆科植物的共生将空气中的氮固定至豆科植物根部形成根瘤,而黄酮类信号分子正是建立这一共生关系的桥梁(Peters *et al.*,1986)。根瘤菌(*Phizobium legumiosarum*)能识别豌豆释放的三羟基黄酮(apigenin)从而激活生瘤基因,而异黄酮 xenognisn B 则能终止根瘤的形成过程(Stafford,1997)。与豆科植物和根瘤菌间共生关系的专一性不同,丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi,AMF)与超过 80% 的陆生植物建立的共生关系则具有普遍性。与根瘤菌识别寄主类似,丛枝菌根真菌也能从植物的根系分泌物来识别其寄主的存在(Nagahashi and Douds,2003;Tamasloukht *et al.*,2003)。但与根瘤菌不同的是,丛枝菌根真菌识别寄主的信号分子不是黄酮类物质,而是倍半萜类(图 14.6)。如丛枝菌根真菌能识别百脉根(*Lotus japonicus*)根

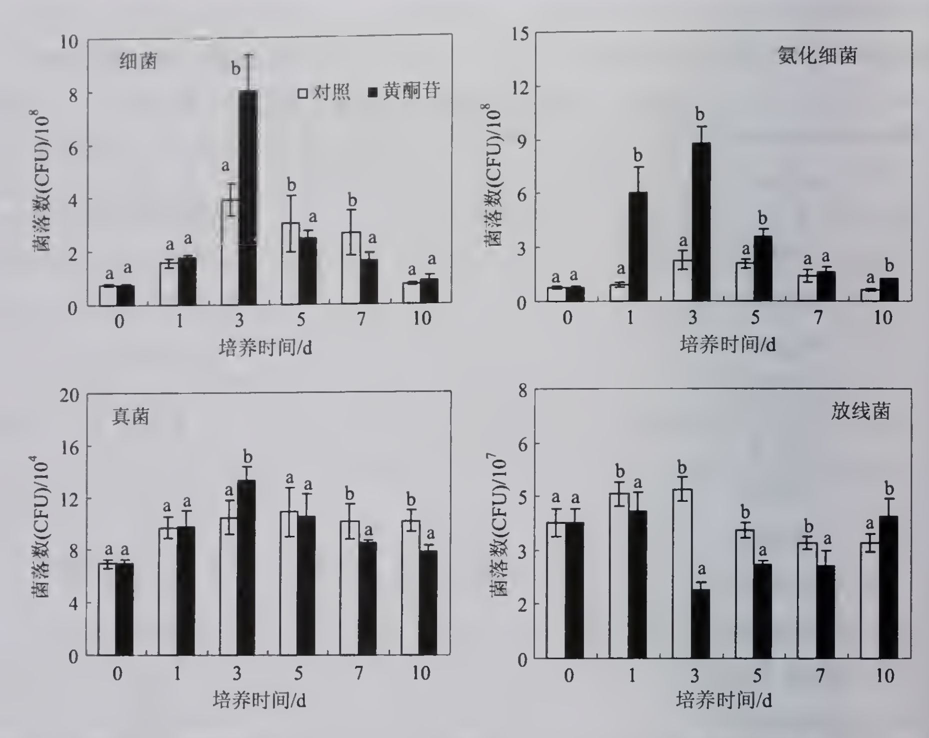


图 14.5　水稻根分泌的 5,4′-二甲氧基-3′,5′-7-*O*-*β*-葡萄糖黄酮苷对土壤细菌、氨化细菌、真菌和放线菌的影响

三羟基黄酮(apigenin)　　　倍半萜 (5-deoxy-strigol)

图 14.6　根瘤菌和菌根识别寄主(生)植物的黄酮和倍半萜分子

系分泌物中的倍半萜烯,从而产生菌丝分支以确保它能与寄主植物的根系建立联系(Akiyama *et al.*,2005)。然而,丛枝菌根真菌菌丝体的发生仅限于植物根系的表层,显示植物能够识别并控制丛枝菌根真菌的增殖而将其限定在特定的根系组织(Bais *et al.*,2006)。待丛枝菌根真菌与植物根系建立直接联系后,植物又能识别这一联系并通过合成黄酮类物质来刺激丛枝菌根真菌的生长(Harrison,2005)。

植物根系释放的化合物能根本性地增加微生物在根际的活动,这些化合物不仅能诱导根瘤菌和菌根等有益微生物共生,而且也能抑制许多病原微生物在根际的生长或聚集。植物根系活细胞一直处于土壤病原微生物的侵染之中,这样植物通过根系释放一些抗菌化合物即植物保护素(phytoalexin)是最基本的防御策略

(Grayer and Harborne,1994;Dixon,2001)。植物根分泌物化学成分多样,特别是一些植物根能分泌对土传致病细菌和真菌有强烈的抑制活性的化合物,如生物碱和萘醌类物质(Bais *et al.*,2006)。因此,植物根分泌物是抗菌化合物的重要来源,从抗病植物的根分泌物中筛选发现高效的新型抗菌化合物是当前天然源抑(杀)菌剂研究的热点之一(Walker *et al.*,2003)。除此之外,植物通过根分泌物吸引大量微生物在根际聚集,这些微生物在根际形成的一层生物膜同样起着防御病原微生物的作用。因此,植物通过抗菌物质和微生物膜在根际对病原微生物形成了化学和生物的双重防御体系。即使这样,也有一些微生物,尤其是病原真菌可以克服抗菌物质和微生物膜的防御而侵染根际使植物致病。更有甚者,一些非寄生性的细菌可以先通过趋化性在根际聚集,一旦这些细菌对根分泌物中抗菌化合物产生抗性就演变成病原菌而使植物致病(Bais *et al.*,2005)。这显示植物根分泌物化学成分和浓度的动态变化与其致病性存在相关性,作物连作障碍在很大程度上就是作物根分泌物聚集根际病原微生物所致(Singh *et al.*,1999)。通过轮间套作等措施可以减缓或克服作物的连作障碍,其主要原因就在于作物种的改变,使得释放到土壤中根分泌物化学成分和浓度发生变化,从而导致根际微生物种群和多样性的变化。

植物根际通过化学识别聚集的有害微生物"植物天敌"可以通过产生致毒因子并以直接侵染或分泌毒素两种方式影响植物的生长(Eppinga *et al.*,2006),而这个致毒(病)过程大多是受控于微生物的群感效应(quorum-sensing,QS)。群感效应是一种微生物群体行为调控机制,即微生物分泌一种或多种自诱导剂(auto-inducer),并通过感应这些自诱导剂来判断菌群密度和周围环境变化,当菌群数达到一定的阈值后随即启动相应的基因表达调节菌体的群体行为(Miller and Bassler,2001;Bauer and Mathesius,2004)。近年愈来愈多的研究证明,一些植物也可以通过产生和分泌微生物群感效应拟态物质(quorum-sensing mimics),来模拟微生物产生的群感效应信号分子功能以达到干扰或调节微生物行为的目的(Teplitski *et al.*,2000;2004;Bais *et al.*,2008)。这表明植物可以通过模拟合成微生物群体行为调控物质直接影响并建立有利于自身生长的土壤微生物群落结构,深入探讨这一机制可以拓宽植物和微生物在根际化学作用的视野。

植物根分泌物与土壤微生物,尤其是根际微生物种群的动态关系是重要而富有挑战性的问题,虽然这是一个长期探讨并不断取得重要进展的研究领域,但由于目前对土壤微生物种群变化及多样性、根分泌物化学成分和关键活性有机分子鉴定等局限,导致这方面的认识还很肤浅。植物根分泌物与土壤微生物化学作用关系的研究不仅涉及植物根系与根际微生物的对话机制,而且对阐明作物连作障碍等生产实际问题也有重要意义。

四、植物与植物在根际的化学作用

植物与植物在根际的化学作用主要包括化感作用(allelopathy)和化学识别通

讯两个方面。许多植物是通过根系释放化感作用物质而影响邻近植物的生长（孔垂华和胡飞，2001），如外来植物种就是通过根系释放的毒性化感物质而抑制本地植物种的萌发生长而实现定植入侵的（Bais *et al.*，2003；Fitter，2003；Perry *et al.*，2005），一些作物和林木根分泌的自毒性化感物质也是导致它们连作（栽）障碍的关键因子（Singh *et al.*，1999）。最近研究发现，连栽的杉木[*Cunninghamia lancealata*（Lamb.）Hook]根分泌木栓酮（friedelin）、8 种普通的酚酸和 1 种新奇的环二肽化合物（图 14.7）。有意义的是，以这些杉木根分泌的化合物在人工林地土壤中的浓度试验它们对杉木生长的活性，发现只有环二肽抑制杉木生长，而 8 种酚酸和木栓酮不仅没有抑制活性反而促进杉木生长（图 14.8），这表明杉木连栽的自毒物质是其根分泌的新奇环二肽化合物而不是一直认为的酚酸类物质（Kong *et al.*，2008a）。

木栓酮　　　环二肽

图 14.7　杉木根分泌木栓酮和新奇的环二肽化合物

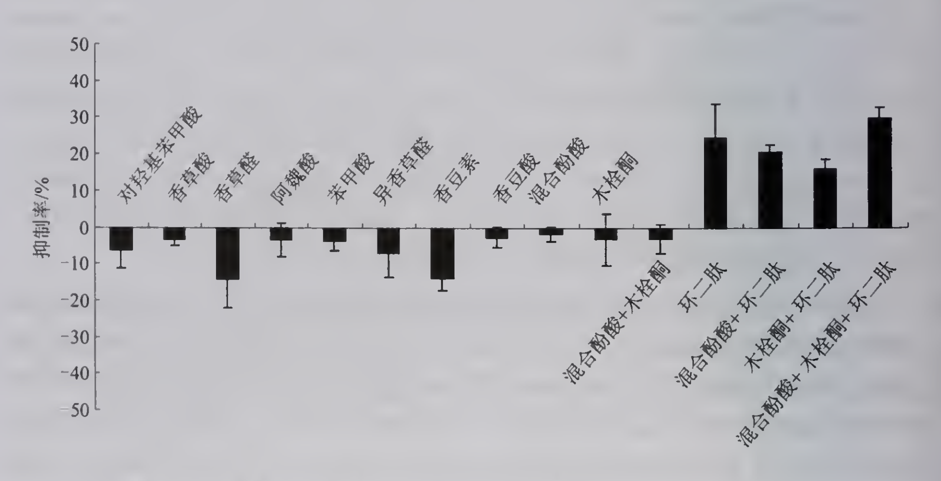


图 14.8　酚酸、木栓酮和环二肽及它们的混合物对杉木生长的活性

进一步的研究发现杉木组织和根分泌物中均含有环二肽，杉木可以通过其凋落物和根系分泌两种途径向林地土壤中释放环二肽，即杉木人工林土壤中毒性化感物质环二肽主要来源于杉木自身凋落物和根系。不仅如此，杉木人工林土壤中

毒性化感物质环二肽的浓度与杉木距离显著相关，根际土壤中环二肽的浓度最大，根基土壤次之，林地土壤（距离杉木 80 ~ 100 cm）环二肽的浓度最低，这表明杉木通过根系分泌环二肽比其凋落物要多。尤其有意义的是，杉木/火力楠混交林中的杉木根系分泌环二肽的速度明显减低，这意味着混交的火力楠能够通过某种机制减缓或阻止杉木根系向林地释放毒性化感物质环二肽（陈龙池，2009）。

人工林在林业生产中占有愈来愈重要的地位，中国是世界上人工林面积最大的国家（约占世界人工林面积的 1/3）。目前营造的人工林绝大部分为纯林，但人工纯林的自毒作用导致生产力下降，严重制约其发展。长期的生产实践发现，在人工纯林中引入适宜的其他树种形成的混交林可以有效地克服人工纯林的自毒作用，从而提高生产力（Jose *et al.*，2006；Pedlar *et al.*，2007）。这样，混交林克服人工纯林的自毒作用机制具有重要的理论和生产实践意义。研究发现，火力楠、樟树和红栲对杉木具有化感促进作用，而青冈和刺楸则对杉木生长有化感抑制作用，其中火力楠与杉木的混交林能显著提高生产力，是目前人工混交林最成功的典型（陈楚莹和汪思龙，2004）。在东北"三大硬阔"之一的胡桃楸（*Juglans mandshurica*）林地，胡桃楸自身种子难以萌发，即使萌发的幼苗也不能存活；而落叶松（*Larix gmelini*）与胡桃楸混交，胡桃楸的优势高、胸径和单株材积分别为纯林的 133%、187% 和 471%，单位面积蓄积量达纯林的 1.69 倍。土壤盆栽实验证实，落叶松根分泌物在极低的浓度下就显著地提高胡桃楸幼苗的生物量、叶绿素和可溶性糖含量（表 14.2），显示落叶松根分泌物对胡桃楸幼苗的生长有促进作用（Yang *et al.*，2007）。上述结果表明，人工混交林中存在着经根分泌物为媒介的正相种间生物化学作用，探明这些生物化学作用机制对营造合理的人工混交林具有重要价值。

表 14.2　落叶松根分泌物对胡桃楸幼苗生长的促进效应

根分泌物含量/($g \cdot L^{-1}$)	生物量/g	叶绿素含量/($mg \cdot g^{-1}$)	叶绿素 a 含量/($mg \cdot g^{-1}$)	叶绿素 b 含量/($mg \cdot g^{-1}$)	可溶性糖含量/($g \cdot g^{-1}$)
0(CK)	7.96	1.632	1.201	0.431	0.046
0.001	9.08	1.652	1.126	0.526	0.051
0.01	9.32	1.674	1.209	0.465	0.055
0.1	10.51	1.728	1.234	0.490	0.053
1.0	11.61	1.760	1.276	0.483	0.060

相对于植物化感作用，植物种间、种内经土壤载体的化学通讯及化学信号传递研究还处于起步阶段，但植物种间、种内在根际的化学通讯是客观存在的（孔垂华和胡飞，2003；Dicke and Bruin，2001）。最有说服力的证据是寄生植物对寄主的化学识别关系（胡飞和孔垂华，2003）。大多数寄生植物的种子，即使在合适的土肥水温条件下数十年也不会萌发，但当寄主植物出现时，寄生植物的种子会通过寄主

植物根系释放的化学物质识别后迅速萌发。独脚金(*Striga asiatica*)是寄生于高粱、玉米和甘蔗等作物的危害性杂草,其种子在没有寄主植物存在时可以在土壤中休眠达 20 年之久(Smaling *et al.* ,1991)。早期发现棉花释放的独脚金醇(strigol)及其人工修饰物均可使独角金萌发(图 14.9),但棉花并不是独角金的寄主,使得这一工作缺乏生态学意义。后来的研究证实,独角金寄主高粱根分泌物的中氢醌内酯(sorgolenone)是独角金识别寄主的化学物质(Butler,1995)。高粱、玉米和甘蔗根系分泌的氢醌内酯在 10^{-7} mol/L 浓度下就可被独脚金识别而迅速萌发,更有意义的是,寄主植物根分泌的氢醌内酯在土壤因子作用下会很快氧化成醌类分子,而这种醌类分子又是独脚金和其他种类杂草幼苗光合作用的抑制剂。先萌发后抑制,这也是寄主植物对寄生杂草的一种自然化学调控作用。寄生植物对寄主化学识别关系的阐明在植物保护上具有重要价值,这可以开发出寄生杂草防治的新途径。如将对寄主植物识别的化学物质预先施入田间使寄生杂草萌发,而萌发后的寄生杂草因没有寄主而自然死亡,从而达到对寄生杂草的控制。正因为这样,氢醌内酯等化学识别分子已成为目前新一代除草剂开发的热点母体物质。

独角金醇　　独角金醇类似物

氢醌内酯　　氢醌内酯氧化物

图 14.9　独脚金对寄主植物识别的化学分子

同样,共生或伴生植物种间种内也存在着根际化学通讯及识别关系(孔垂华和胡飞,2003;Callaway,2002)。一般而言,共生或伴生的植物由于对资源和空间的竞争作用,它们的根系在生长过程中大多数情况下是回避各自的根系,而且在资源和生长空间限制的条件下,共生或伴生的根系生长往往受到抑制(张福锁等,2009)。但有些共生或伴生植物的根系生长却不是如此,它们的根系在资源和空间竞争的条件下反而更愿意生长在一起,而且在资源竞争条件下根系生长不仅不受到抑制,反而被促进。如共生大豆的根会比单株生长大豆的根增长 85%,这表明大豆通过根系增生来响应其他竞争的根系,共生大豆的根际交流可以通过竞争的根际识别而发生(Gersani *et al.* ,2001),而且这种根际识别交流很大的可能是通过化学信号分子传导的(Callaway,2002)。

长期以来，一直认为植物的根系生长和作用受土壤资源的直接影响，许多植物能够将它们的根系集中在资源丰富的地方，同时减少根系在资源匮乏地的增殖(Caldwell *et al.*,1991)。对于共生植物群落，由于不同的植物对资源的吸收能力不同，对不同的邻近植物的识别响应往往发生较大的变化。菊科植物山艾树(*Artemisia tridentata*)与拟鹅观草(*Pseudoroegneria spicata*)共生时，其根系增殖要比与沙生冰草(*Agropyron desertorum*)生长在一起时明显剧烈(Jackson and Caldwell,1996)。然而，也有许多植物地下根系生长和作用不倚赖于土壤资源，而是通过根分泌物进行化学识别从而产生不同的变化。最近发现，野草莓(*Fragaria vesca*)和常青藤(*Glechoma hederacea*)两种不同植物共生时，野草莓的根系生长被常青藤根系所促进，而常青藤的根系则被野草莓所抑制，借助根系分泌物的化学识别，常青藤的根系生长则尽量避开野草莓的根系(Semchenko *et al.*,2007a;2007b)。其实，早在100多年前就有研究发现，黑麦草(*Lolium perenne*)的根系会远离其同种植物个体的根系，但是当土壤底层中添加了黑炭末后(吸收根分泌物)，它们的根系则又生长到了一起(Schreiner and Reed,1907)。现在愈来愈多的研究验证了类似现象，如活性炭能够改善三指拉瑞阿(*Larrea tridentate*)对同种植物根伸长和异种豚草属植物 *Ambrosia dumosa* 根系的抑制效果(Mahall and Callaway,1991;1992)。同样活性炭也能降低斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)根系对爱达荷狐茅(*Festuca idahoensis*)根系伸长的抑制作用(Ridenour and Callaway,2001)。因此，植物种间、种内可以通过根系分泌的化学物质为媒介识别从而改变邻近同种或异种植物的根系生长、分布和结构(Schenck *et al.*,1999;Schenk,2006)，而这种化学识别与响应无疑对植物群落的动态有着重要的影响。

水稻是世界主要粮食作物，稻田中总是存在稗草，为什么水稻生长过程中会伴生稗草？这一问题的回答就涉及伴生植物种间的化学识别。现已发现，水稻化感品种能从根系释放黄酮和倍半萜内酯等化感物质抑制稗草的萌发和生长，这是水稻长期以来为生存而对稗草形成的防御策略(孔垂华等,2002;Kong *et al.*,2004)。有意义的是，水稻化感品种在与稗草共生时，化感能力显著增强，根际土壤中化感抑制物质浓度明显增加，显示稗草能诱导水稻化感品种合成释放更多的化感抑制物质(Kong *et al.*,2004;Zhao *et al.*,2005)。研究证实，水稻化感品种是通过稗草种子萌发液和根分泌液中的糖醛酸分子识别稗草并及时启动抑草机制，而且稗草释放的糖醛酸分子只有在土壤载体中才能诱导水稻合成释放化感抑制物质(Kong *et al.*,2006)，显示稗草释放的信息物质是以土壤为媒介并与土壤发生作用才能发挥效应(图14.10)。不仅如此，水稻化感品种对杂草的化学识别响应还具有选择性，只有与稻田长期共生的稗草和异型莎草等杂草才能诱导水稻化感物质的合成释放，而马唐等旱地杂草则不能诱导水稻化感物质的合成释放(王明理,2009)。这反映出水稻化感品种也可以通过根际化学信号识别感应出与其共生或伴生的植物种类，并能依据对象不同产生相应的化学防御对策。

糖醛酸　　　　醛酸钠盐

图 14.10　稗草释放在土壤载体中诱导水稻化感效应的信息物质

近年一些研究表明,植物根系还能识别邻近植物的“身份”,即植物种内的“亲属识别(kin recognition)”问题(Maina *et al.*, 2002; Falik *et al.*, 2003; de Kroon *et al.*, 2003; Kroon, 2007)。当海岸植物海马康草(*Cakile edentula*)与来自不同母本的“陌生者”毗邻而居时,其根系比那些与来自同一母本的自己“亲属”生长在一起的要发达得多(Dudley and File, 2007),表明海马康草与“亲属”一起生长时的种内竞争相对温和,而与“陌生者”一起生长时则表现出强烈的种间竞争力。这样,植物能够如动物一样识别出自己的“亲属”,但这一“亲属识别”究竟是通过化学物质还是植物对邻近植物遗传或生理一致性的判断还待进一步探讨。

植物种间、种内的化学通讯研究在国际上愈来愈受到重视并不断取得重要进展,20 世纪 90 年代确证茉莉酸甲酯等极少数挥发性分子可以通过空气载体在植物种间、种内进行化学信号传递(Farmer and Ryan, 1990; Farmer, 2001),但直到目前还未找到一个在土壤载体进行传递植物化学信号的确切物质。事实上,植物根分泌物中的特定成分是具有信息传递功能的,但由于土壤载体生物和非生物因子作用以及土壤载体本身的复杂性,加上在自然条件下活体根系分泌物分子的收集和鉴定技术还未能突破,增加了植物通过土壤载体的化学通讯关系研究的难度(孔垂华和胡飞,2003)。正因为此,伴生植物种间、种内经土壤载体进行的化学识别关系现在成为科学研究的前沿问题之一(张福锁等,2009; Farmer, 2001)。

五、根分泌物介导的植物–土壤反馈机制

生态学 100 多年的探索和发展主要集中在地上部分,其实,生态系统地上部分和地下部分的相互作用控制着生态系统的过程和功能(Copley, 2000),而这种相互作用的核心问题之一就是植物–土壤反馈作用(plant-soil feedback)及其过程(Morgan, 2002; Wardle *et al.*, 2004)。所谓植物–土壤反馈就是指植物与土壤之间的相互作用,即植物影响土壤的生物或非生物性质,反过来影响同种植物或其他植物生长的现象(Bever, 2003; Ehrenfeld *et al.*, 2005)。正反馈是指植物自身诱导产生了对种群建立、生长和繁殖有利的条件,负反馈是指

植物自身诱导产生了对种群建立、生长和繁殖不利的条件。由于植物生长发育可以导致土壤的多个性质发生变化,不同的土壤生物或非生物因子对这种变化的反应不同,进而对植物产生不同的影响。因此,将植物 - 土壤反馈的正反馈和负反馈完全分离是很困难的,对同一植物种而言,植物 - 土壤反馈表现为正相作用和负相作用的净效益(Ehrenfeld *et al.*,2005;Kulmatiski and Kardol,2008)。特别有意义的是,植物 - 土壤反馈不仅具有物种特异性,而且一个植物种引起的负反馈往往导致对另一个共生植物种正反馈(Ashton *et al.*,2008;Bonanomi *et al.*,2008)。

土壤生物和非生物因子虽然众多复杂,但操纵植物 - 土壤反馈作用的主导因子主要是土壤养分和土壤微生物(Bever,2003;Ehrenfeld *et al.*,2005;Kardol *et al.*,2007)。大量的研究显示,植物主要是通过根分泌物和凋落物两种途径改变土壤理化性质、养分状态和微生物群落结构从而造成土壤正或负的反馈作用(Morgan,2002;Bonanomi *et al.*,2005;Bezemer,*et al.*,2006)。一般而言,对于森林和草地生态系统,根分泌物和凋落物是引起植物 - 土壤反馈发生的两个最基本的途径。而对一年生的农田生态系统,凋落物途径几乎可以忽略,而根分泌物才是影响土壤养分状态及可利用性和微生物群落结构的根本途径。如水稻化感品种和稗草共生体系,就是通过根分泌物来影响调节土壤养分状态及可利用性和微生物群落结构的。虽然水稻化感品种和稗草各自的根分泌物均能影响土壤养分和微生物群落结构,但共生的土壤养分状态和微生物群落结构与单生相比发生了本质的改变。如根系周围微生物向行间区域转移,使得水稻化感品种根区土壤微生物生物量减少一半,而稗草根区土壤 pH 降低、土壤有效 N、P 含量显著提高(李海波和孔垂华,2008)。必须指出,非化感的普通水稻品种与稗草共生导致水稻生长被稗草抑制,而且也不发生根系周围微生物向行间区域转移和土壤营养状态显著变化的现象,这表明水稻化感品种与稗草共生的土壤反馈机制受控于水稻化感品种根分泌物中的特定成分。

植物根分泌物可以直接调节土壤养分形态,如植物有机酸的分泌可以将土壤中的 P、Fe 等转换为植物可利用的形式,促进自身及共生植物的生长(Bais *et al*,2006)。植物有机物质输入的种类和数量对土壤生物群落的影响可以调节植物 - 土壤反馈的途径和方向。植物组织的 C/N 直接影响微生物的活性,根际养分的循环是由土壤微生物群落驱动并受植物根际释放的 C 化合物的调控。C/N 较低的植物组织较 C/N 较高的植物组织易被微生物分解,有利于加速土壤养分循环,提高土壤养分可利用性,形成正反馈。对豌豆和燕麦根际养分循环的研究表明,豌豆根际分泌物 C/N 比例低,微生物生物量高,根际沉积的 C、N 和无机 N 比例高于燕麦,豌豆的根际分泌物促进了正的植物 - 土壤反馈,提高了自身根际土壤养分的可利用性(Wichern *et al.*,2007)。在共生竞争的植物 - 土壤反馈系统中,正或负反馈机制往往同时发生,有时一个植物的负反馈往往对另一个共生的植物产生正反馈。多年生固 N 植物 *Medicago marina* 凋落物的自毒作用使其种子的萌发和幼苗的生

长在冠层内部受到抑制，但其在冠层内部形成的良好土壤肥力和水分条件为共生植物 *Lophochlos pubescens* 生长创造了有利条件（Bonanomi *et al.*，2008）。这种利他的植物-土壤反馈主要是一种植物具有强大的活化土壤养分能力，局部改善了土壤养分状态及可利用性，形成土壤“营养岛（islands of fertility）”而被共生的植物所利用（Ashton *et al.*，2008；Manning *et al.*，2008）。众所周知，稗草具有强大的土壤养分竞争力，特别在与水稻化感品种共生的条件下，稗草根区土壤 pH 降低，土壤有效 N、P 含量显著提高。稗草活化的土壤养分在与普通水稻品种共生的情况下有利于自身的生长，但在与水稻化感品种共生的条件下，水稻化感品种释放化感物质抑制稗草生长，导致其对土壤养分的竞争能力降低，活化的土壤养分反而被水稻化感品种所利用（李海波，2008）。确实，一些植物在与其他植物共生竞争时可以通过根分泌物建立有利于自身或不利于竞争植物生长的土壤微生物群落结构（Kardol *et al.*，2006；Casper and Castelli，2007）以及抑制其他植物、获取更多养分建立了有利于自身生长的正相土壤反馈（Niu *et al.*，2007）。

植物-土壤反馈是从植物与土壤生物和非生物因子的生态互作的角度来探讨认识植物种间关系的，特别是根分泌物介导的植物-土壤反馈机制在研究植物种间、种内化学作用关系中具有重要的意义。长期以来，植物种间关系研究一直困扰甚至争论于竞争和化感作用哪个占主导地位（Inderjit and del Moral，1997；Gersani *et al.*，2001；Lankau，2008），一些研究局限于竞争作用，一些研究则强调化感作用，还有一些企图分离竞争和化感作用的研究，这往往导致许多令人难以信服的研究结果。鉴于此，需要从新的角度来探讨植物种间关系中的竞争和化感作用，而植物-土壤反馈的理论和假设就为解决这一困扰或争论提供了新思路。

六、根际化学作用物质的研究方法与技术

植物与其他有机体在根际化学作用的媒介是根分泌物中的活性有机分子。因此，捕获、鉴定这些微量和高活性的有机分子就是关键的问题。植物根际化学作用或根际对话研究的进展在很大程度上受制于这一方面（Walker *et al.*，2003；Vivanco *et al.*，2004；Bais *et al.*，2006）。数 10 年来，人们一直在借助于微量有机分析化学技术的进步，探讨植物根分泌物中活性有机小分子的捕获和鉴定技术，取得了一些进展。

植物根分泌物研究主要涉及根分泌物的采集和活性有机分子的分离及结构鉴定等技术。根分泌物的采集尽可能是在符合自然条件下进行，一个对植物生长扰动较小的方法是连续根分泌物采集系统（continuous root exudates trapping system，CRETS）（Tang and Young，1982）。该方法是在植物生长的容器下方接上高分子树脂或其他吸附剂，植物生长过程中的根分泌物随水或营养液通过吸附柱时，根分泌物中的活性有机分子会被保留在吸附剂中，这样就可以从吸附剂中得到富集的活性有机分子（图 14.11）。

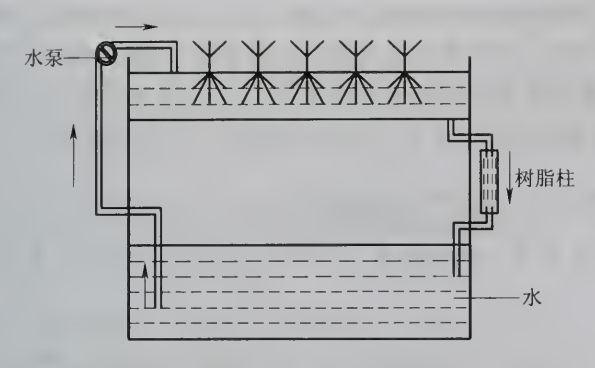


图 14.11　根分泌物采集系统 CRETS

采集的根分泌物进一步分离纯化后可用光波质谱等技术进行结构鉴定(结构鉴定前一般用生物测定等方法确证有效组分或单一的物质)。结构鉴定主要采用气相色谱/质谱(GC－MS)、液相色谱/质谱(LC－MS)、红外线谱(IR)、核磁共振谱(NMR)和质谱(MS)等技术(孔垂华和徐效华,2003;Eljarrat and Barcelo,2001)。详细的方法和技术这里无法展开,但值得注意的两个问题是,① 色谱和质谱联用技术是针对根分泌物中的混合组分,即尚未分离出单一物质使用的技术。这一联用技术可以提供化学物质的信息,但并不是确切的,需要用其他方法进一步验证。另外,GC－MS 对测定挥发性的有机物非常有效,而根分泌物往往是不挥发的,这样,根分泌物的化学成分分析应采用 LC－MS 技术。② 运用红外线谱(IR)、核磁共振谱(NMR)和质谱(MS)技术时,待测样品须是高纯度的单一物质,混合物或纯度不高的物质是不能使用这些仪器测定的。一般步骤是质谱给出分子式,核磁共振谱辅以红外线波依据分子式给出结构。现在的高分辨质谱(HR－MS)已经可以准确地给出任一物质的相对分子质量及分子式,依据质谱给出的物质组成,结合核磁共振技术,绝大多数有机物的结构都可以准确鉴定。另外,由于高分辨质谱和多维核磁共振仪器的商业化应用,原先的红外和紫外等光谱技术只是有机物结构鉴定的辅助工具了。

色谱和波谱质谱等联用技术是探明植物根分泌物中活性有机分子最有效的方法。如运用多维核磁共振联用 GC－MS 技术可以成功地检测大麦等作物根分泌物中螯合金属元素的配体(Fan *et al.*,2001)。但到目前为止,根分泌物的收集和活性成分的鉴定方法还存在诸多的问题,主要的原因在于植物生长过程中根分泌物的释放及与根际生物的作用是动态的。如何及时捕获和测定根分泌物中活性分子在根际土壤中的动态变化成为重要问题。这方面的探索一直没有停止,一个有前景的技术是膜微透析(microdialysis)技术(图 14.12)(孔垂华和徐效华,2003;Weidenhamer,2005)。这类技术主要是将不同孔径的高分子膜制成探针,而这些膜探针可以直接插到根系或根际土壤中采样。膜探针是由无化学选择性的高分子材料制成,长度为 0.5～10 mm,根际及土壤中有机物的出入完全取决于膜孔径的大小。采集样品的膜探针可以在线联用色谱和质谱等仪器,实现对根分泌物实时动态的

化学成分分析。微透析技术目前还不成熟,但这一技术和传统的有机物采样技术已有截然不同的思路,其宗旨和真正准确收集和分析根分泌的化学成分的目标是一致的。因此,微透析技术有很大的发展空间,一旦成熟将是根分泌物化学成分分析的重要技术手段。

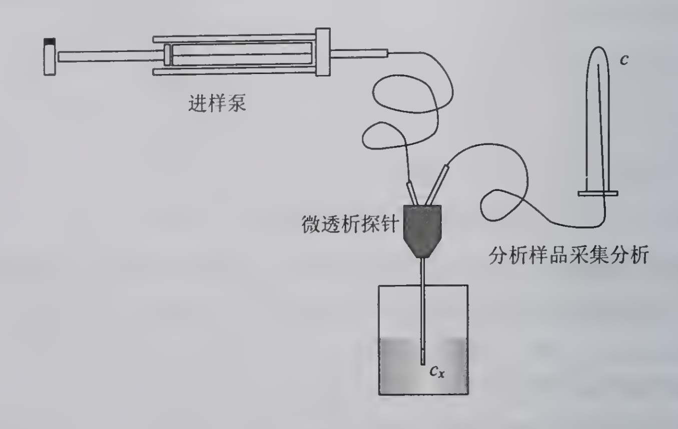


图 14.12　微透析系统工作过程

七、结语

当前根际作用或根际对话已成为最后的科学前沿之一,而植物与其他有机体在根际的化学作用研究也愈来愈受到重视并不断取得重要进展,综观国内外近年这方面的研究可以发现,植物和昆虫及微生物在根际的化学作用研究已取得突破,相信很快会阐明这些关系,但植物种间、种内在根际的化学作用,尤其是植物根际的化学识别和信息传递关系还处于突破的前夕,这一方面的任何成果都会引起世界性的关注。事实上,不论在地下土壤还是地上空气载体中,植物和其他有机体的化学作用都是植物为生存而建立的一种对环境适应的化学响应机制,这种机制本质上都是植物的代谢和细胞的生物化学过程。本章主要关注植物与其他有机体在根际化学作用的有机化学物质,没有涉及相应的分子生物学基础。毫无疑问,植物与其他有机体在根际化学作用的媒介物质均受相关特征基因控制和调节,但探明植物与其他有机体是否在根际发生化学作用的最直接的证据,就是要给出起作用的活性有机小分子。毕竟,植物与其他有机体在根际化学作用的媒介是这些化学物质而不是基因。

20 世纪人类主要关注生物体基本代谢和细胞的生化过程,并取得了重大突破。确实,生物的基本代谢和细胞的生化过程为生命活动提供物质、能量和信息,以保证生物的生长发育。然而任何生物体都不能孤立存在,必须和其他有机体及环境发生相互作用,而次生代谢物质正是生物种间,生物和环境间的媒介,基本代谢和次生代谢及它们的产物本质上是统一和相辅相成的。正因为如此,植物与其他有机体的化学作用才引起广泛的关注。可以相信,植物和其他有机体化学作用

系统深入的理论和实践成果将能为21世纪可持续的农业发展提供驱动力。

参考文献

陈龙池. 2009. 杉木人工林土壤中毒性化感物质的鉴定与来源. 中国科学院研究生院博士学位论文.

陈楚莹,汪思龙. 2004. 人工混交林生态学. 北京:科学出版社.

贺金生,王政权,方精云. 2004. 全球变化下的地下生态学:问题与展望. 科学通报,49:1 226-1 233.

胡飞,孔垂华. 2003. 寄生植物对寄主植物的化学识别. 生态学报,23:965-971.

孔垂华. 2002. 21 世纪植物化学生态学前沿领域. 应用生态学报,13:349-353.

孔垂华,胡飞. 2001. 植物化感(相生相克)作用及其应用. 北京:中国农业出版社.

孔垂华,胡飞. 2003. 植物化学通讯研究进展. 植物生态学报,27:561-567.

孔垂华,徐效华. 2003. 有机物的分离和结构鉴定. 北京:化学工业出版社.

孔垂华,徐效华,胡飞,陈雄辉,凌冰,谭中文. 2002. 利用特征次生物质为标记评价水稻品种和单植株的化感潜力. 科学通报,47:203-206.

李海波. 2008. 稗草对水稻及稻田土壤微生物的干扰作用. 中国科学院研究生院博士学位论文.

李海波,孔垂华. 2008. 水稻和稗草共生土壤微生物生物量 C 及酶活性的变化. 应用生态学报,19:2 234-2 238.

李绍文. 2001. 生态生物化学. 北京:北京大学出版社.

王明理. 2009. 水稻对伴生杂草的识别与响应. 中国科学院研究生院博士学位论文.

张福锁,申建波,冯固. 2009. 根际生态学——过程与调控. 北京:中国农业大学出版社.

Alford E. R., Perry L. G., Qin B., Vivanco J. M., Paschke M. W. 2007. A putative allelopathic agent of Russian knapweed occurs in invaded soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 39:1 812-1 815.

Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435:824-827.

Ashton I. W., Miller A. E., Bowman W. D., Suding K. N. 2008. Nitrogen preferences and plant-soil feedbacks as influenced by neighbors in the alpine tundra. *Oecologia*, 156:625-636.

Bacilio-Jimenez M., Aguilar-Flores S., Ventura-Zapata E., Perez-Campos E., Bouquelet S. 2003. Chemical characterization of root exudates from rice (*Oryza sativa*) and their effects on the chemotactic response of endophytic bacteria. *Plant and Soil*, 249:271-277.

Bais H. P., Loyola Vargas V. M., Flores H. E., Vivanco J. M. 2001. Root specific metabolism: the biology and biochemistry of underground organs. *In vitro Cellular Development & Biology- Plant*, 37:730-741.

Bais H. P., Park S. W., Stermitz F. R., Halligan K. M., Vivanco J. M. 2002. Exudation of fluorescent β-carbolines from *Oxalis tuberosa* L. roots. *Phytochemistry*, 61:539-543.

Bais H. P., Prithiviraj B., Jha A. K. 2005. Mediation of pathogen resistance by exudation of antimicrobials from roots. *Nature*, 434:217-221.

Bais H. P., Vepachedu R., Gilroy S. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*, 301:1 377-1 380.

Bais H. P., Broeckling C. D., Vivanco J. M. 2008. Root exudates modulate plant-microbe interactions

in the rhizosphere//Karlovsky P. *Secondary Metabolites in Soil Ecology*: *Soil Biology 14*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Bais H. P. , Weir T. L. , Perry L. G. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57:233-266.

Baldwin I. E. , Schultz M. 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 211:277-279.

Bauer W. D. , Mathesius U. 2004. Plant responses to bacterial quorum-sensing signals. *Current Opinion in Plant Biology*, 7:429-433.

Bell E. A. 2003. Nonprotein amino acids of plants: Significance in medicine, nutrition, and agriculture. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51:2 854-2 865.

Bertin C. , Weston L. A. , Huang T. , Jander G. , Owens T. , Meinwald J. , Schroeder F. C. 2007. Grass roots chemistry: meta-tyrosine, an herbicidal nonprotein amino acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 104:16 964-16 969.

Bertin C. , Yang X. H. , Weston L. A. 2003. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 256:67-83.

Bever J. D. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 157:465-473.

Bezemer M. D. 2005. Soil community composition drives aboveground plant-herbivore-paraitoid interaction. *Ecology Letters*, 8:652-661.

Bezemer T. M. , Lawson C. S. , Hedlund K. , Edwards A. R. , Brook A. J. , Igual J. M. , Mortimer S. R. , Van der Putten W. H. 2006. Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology*, 94:893-904.

Bonanomi G. , Giannino F. , Mazzoleni S. 2005. Negative plant-soil feedback and species coexistence. *Oikos*, 111:311-321.

Bonanomi G. , Rietkerk M. , Dekker S. C. , Mazzoleni S. 2008. Islands of fertility induce co-occurring negative and positive plant-soil feedbacks promoting coexistence. *Plant Ecology*, 197:207-218.

Butler L. G. 1995. Chemical communication between the parasitic weed Stroga and its crop host: a new dimension in allelochemistry. *American Chemistry Society Symposium Series*, 582:158-168.

Callaway R. M. 2002. The detection of neighbors by plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 17:104-105.

Callaway R. M. , Thelen G. C. , Rodriguez A. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427:731-733.

Casper B. B. , Castelli J. P. 2007. Evaluating plant-soil feedback together with competition in a serpentine grassland. *Ecology Letters*, 10:394-400.

Chamberlain K. , Guerrieri E. , Pennacchio F. 2001. Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere? *Biochemical Systematics and Ecology*, 29:1 063-1 074.

Chapin III F. S. , Ruess R. W. 2001. The roots of thc matter. *Nature*, 411:749-752.

Copley J. 2000. Ecology goes underground. *Nature*, 406:452-454.

Dicke M. , Bruin J. 2001. Chcmical information transfer between plants: back to the future. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29:981-994.

Dicke M. , Dijkman H. 2001. Within-plant circulation of systemic elicitor of induced defence and

release from roots of elicitor that affects neighbouring plants. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29:1 075-1 087.

Dixon R. A. 2001. Natural products and plant disease resistance. *Nature*, 411:843-847.

Dudareva N. , Negre F. , Nagegowda D. A. , Orlova I. 2006. Plant volatiles: Recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25:417-440.

Dudley S. A. , File A. 2007. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3:435-438.

Eljarrat E. , Barcelo D. 2001. Sample handling and analysis of allelochemical compounds in plants. *Trends in Analytical Chemistry*, 20:584-590.

Ehrenfeld J. G. , Ravit B. , Elgersma K. 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*, 30:75-115.

Eppinga M. B. , Rietkerk M. , Dekker S. C. , De Ruiter P. C. , Van der Putten W. H. 2006. Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions. *Oikos*, 114:168-176.

Falik O. , Reides P. , Gersani M. 2003. Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, 91: 525-531.

Fitter A. 2003. Making allelopathy respectable. *Science*, 301:1 337-1 338.

Fan T. W. M. , Lane A. M. , Shenker M. 2001. Comprehensive chemical profiling of gramineous plant root exudates using high-resolution NMR and MS. *Phytochemistry*, 57:209-221.

Farmer E. E. 2001. Surface-to-air signals. *Nature*, 411:854-856.

Farmer E. , Ryan C. 1990. Interplant communication: airnbone methyljasmonate inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 87:7 716-7 719.

Farrar S. C. 2003. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere. *Ecology*, 84:827-837.

Gersani M. , Brown J. S. , O'Brien E. E. , Maina G. M. , Abramsky Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89:660-669.

Gersani M. , Brown J. S. , O'brien E. E. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89:660-669.

Giroux S. , Corey E. J. 2008. Enantioselective synthesis of a simple benzonoid analogue of glycinoeclepin A. *Organic Letters*, 10:5 617-5 619.

Gray E. J. , Smith D. L. 2005. Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 37:395-410.

Grayer R. J. , Harborne J. B. 1994. A survey of antifungal compounds from higher plants. *Phytochemistry*, 37:19-42.

Harborne J. B. 1999. Recent advances in chemical ecology. *Natural Product Reports*, 16:509-523.

Harrison M. J. 2005. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Microbiology*, 59:19-42.

Horiuchi J. I. , Prithiviraj B. , Bais H. P. 2005. Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria. *Planta*, 222:848-857.

Inderjit, delMoral R. 1997. Is separting resource competition from allelopathy realistic? *Botanical Review*, 63:221-230.

Jose S. , Williams R. , Zamora D. 2006. Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *Forest Ecology & Management*, 233:231-239.

Kardol P. , Bezemer T. M. , van der Putten W. H. 2006. Temporal variation in plant-soil feedback con-

trols succession. *Ecology Letters*,9:1 080-1 088.

Kardol P. , Cornips N. J. , van Kempen M. L. , Bakx-Shotman J. M. , van der Putten W. H. 2007. Microbe-mediated plant-soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs*,77:147-162.

Kesseler A. ,Baldwin I. T. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*,291:2 141-2 144.

Kong C. H. ,Hu F. ,Xu X. H. ,Liang W. J. 2005. Volatile allelochemicals in the *Ageratum conyzoides* intercropped citrus orchard and their effects on mites *Amblyseius newsami* and *Panonychus citri*. *Journal of Chemical Ecology*,31:2 193-2 203.

Kong C. H. ,Li H. B. ,Hu F. ,Wang P. 2006. Allelochemicals released by rice roots and residues in soil. *Plant and Soil*, 288:46-57.

Kong C. H. ,Liang W. J. ,Hu F. ,Xu X. H. ,Wang P. 2004. Allelochemicals and their transformations in the *Ageratum conyzoides* intercropped the citrus orchard soil. *Plant and Soil*,264:149-157.

Kong C. H. ,Liang W. J. ,Xu X. H. ,Hu F. ,Wang P. 2004a. Release and activity of allelochemicals from allelopathic rice seedlings. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,52:2 861-2 865.

Kong C. H. , Chen L. C. ,Xu X. H. , Wang. P. , Wang S. L. 2008. Allelochemicals and activities in replanted Chinese fir(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) tree ecosystem. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,56:11 734-11 739.

Kong C. H. ,Wang P. ,Zhao H. ,Xu X. H. ,Zhu Y. D. 2008b. Impact of allelochemical exuded from allelopathic rice on soil microbial community. *Soil Biology & Biochemistry*,40:1 862-1 869.

Kong C. H. ,Xu X. H. ,Zhou B. ,Zhang C. X. ,Zhang M. X. 2004b. Two compounds from allelopathic rice accession and their inhibitory effects on weeds and fungal pathogens. *Phytochemistry*, 65: 1 123-1 128.

Kong C. H. ,Zhao H. ,Xu X. H. ,Wang P. ,Gu Y. 2007. Activity and allelopathy of soil of flavone *O*-glycosides from rice. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,55:6 007-6 012.

de Kroon H. 2007. How do roots interact? *Science*,318:1 562-1 563.

de Kroon H. , Mommer L. , Nishiwaki A. 2003. Root competition: towards a mechanistic understanding//Kroon de H. ,Visser E. J. W. *Root Ecology*. Berlin:Springer.

Kulmatiski A. ,Kardol P. 2008. Getting plant-soil feedbacks out of the greenhouse: Experimental and conceptual approaches. *Progress in Botany*,69:449-472.

Lankau R. 2008. A chemical trait creates a genetic trade-off between intra-and interspecific competitive ability. *Ecology*,89:1 181-1 187.

Limpens E. ,Bisseling T. 2003. Signaling in symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*,6:343-350.

Mahall B. E. , Callaway R. M. 1991. Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,88:874-876.

Mahall B. E. ,Callaway R. M. 1992. Root communication mechanisms and intra-community distributions of two Mojave Desert shrubs. *Ecology*,73:2 145-2 151.

Maina G. G. ,Brown J. S. ,Gersani M. 2002. Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology*,160:235-247.

Manning P. ,Morrison S. A. ,Bonkowski M. ,Bardgett R. D. 2008. Nitrogen enrichment modifies plant community structure via changes to plant-soil feedback. *Oecologia*,157:661-673.

Masamune T., Anetai M., Takasugi M., Katsui N. 1982. Isolation of a natural hatching stimulus, glycinoeclepin A, for the soybean cyst nematode. *Nature*, 297:495-496.

Miller M. B., Bassler B. L. 2001. Quorum sensing in bacteria. *Annual Review Microbiology*, 55:165-199.

Mitchell C. G., Power A. G. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421:625-627.

Morgan J. A. 2002. Looking beneath the surface. *Science*, 298:1 903-1 094.

Nagahashi G., Douds D. D. Jr. 2003. Action spectrum for the induction of hyphal branches of an arbuscular mycorrhizal fungus: exposure sites versus branching sites. *Mycological Research*, 107:1 075-1 082.

Nakazato Y., Tamogami S., Kawai H., Hasegawa M., Kodama O. 2000. Methionine induced phytoalexin production in rice leaves. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 64:577-583.

Niu H. B., Liu W. X., Wan F. H., Liu B. 2007. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant and Soil*, 294:73-85.

Olson D. M., Davis R. F., Wackers F. L. 2008. Plant-herbivore-carnivore interactions in cotton, *Gossypium hirsutum*: Linking belowground and aboveground. *Journal of Chemical Ecology*, 34:1 341-1 348.

Pedlar J. H., Fraleigh S., McKenney D. W. 2007. Revisiting the work of Fred von Althen-an update on the growth and yield of a mixed hardwood plantation in Southern Ontario. *Forest Chronicle*, 83:175-179.

Perry L. G., Thelen G. C., Ridenour W. M. 2005. Dual role for an allelochemical: (±)-catechin from *Centaurea maculosa* root exudates regulates conspecific seedling establishment. *Journal of Ecology*, 93:1 125-1 136.

Peters N. K., Frost J. W., Long S. R. 1986. A plant flavone, luteolin, induces expression of *Rhizobium meliloti* nodulation genes. *Science*, 233:977-978.

Pinton R., Varanini Z., Nannipieri P. 2001. *The rhizosphere: Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant interface*. New York: Marcel Dekker, Inc.

Rasmann S., Turlings T. C. J. 2007. Simultaneous feeding by aboveground and belowground herbivores attenuates plant-mediated attraction of their respective natural enemies. *Ecology Letters*, 10:926-936.

Rausher M. D. 2001. Co-evolution and plant resistant to natural enemies. *Nature*, 411:857-864.

Ridenour W. M., Callaway R. M. 2001. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, 126:444-450.

Schenk H. J. 2006. Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, 94:725-739.

Schenck J., Callaway R. M., Mahall B. E. 1999. Spatial root segregation: are plants territorial? *Advances in Ecological Research*, 28:145-180.

Schreiner O., Reed H. S. 1907. The production of deleterious excretions by roots. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 34:279-303.

Semchenko M., Hutchings M. J., John E. A. 2007a. Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume. *Journal of Ecology*, 95:252-260.

Semchenko M., John E. A., Hutchings M. J. 2007b. Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytologist*, 176:

644-654.

Singh H. P. , Batish D. R. , Kohli R. K. 1999. Autotoxicity: concept, organisms and ecological significance. *Critical Review in Plant Science*, 18:757-772.

Smaling E. M. A. , Stein A. , Sloot P. H. 1991. A statistical analysis of the influence of *Striga hermonthica* on maize yields in fertilizer trials in Southwestern Kenya. *Plant and Soil*, 138:1-8.

Soler R. , Harvey J. A. , Kamp A. F. D. 2007. Root herbivores influence the behaviour of an aboveground parasitoid through changes in plant-volatile signals. *Oikos*, 116:367-376.

Somers E. , Vanderleyden J. , Srinivasan M. 2004. Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Critical Review in Microbiology*, 30:205-235.

Stafford H. A. 1997. Role of flavonoid in symbiotic and defenses functions in legume roots. *Botanical Review*, 63:27-39.

Tamasloukht M. , Sejalon-Delmas N. , Kluever A. 2003. Root factors induce mitochondrial-related gene expression and fungal respiration during the developmental switch from asymbiosis to pre-symbiosis in the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea*. *Plant Physiology*, 131:1 468-1 478.

Taylor L. P. , Grotewold E. 2005. Flavonoids as developmental regulators. *Current Opinion in Plant Biology*, 8:317-323.

Tang C. S. , Young C. C. 1982. Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of Bigalta Limpogress(*Hernarthria altissima*). *Plant Physiology*, 69:155-160.

Teplitski M. , Chen H. C. , Rajamani S. , Gao M. S. , Merighi M. , Sayre R. T. , Robinson J. B. , Rolfe B. G. , Bauer W. D. 2004. Chlamydomonas reinhardtii secretes compounds that mimic bacterial signals and interfere with quorum sensing regulation in bacteria. *Plant Physiology*, 134:137-146.

Vivanco J. M. , Bais H. P. , Stermitz F. R. 2004. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*, 7:285-292.

Walker T. S. , Bais H. P. , Grotewold E. 2003. Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiology*, 132:44-51.

Wardle D. A. , Bardgett R. R. , Klironomos J. N. , Setälä H. , van der Putten W. H. , Wall D. H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304:1 629-1 633.

Weidenhamer J. 2005. Biomimetic measurement of allelochemical dynamics in the rhizosphere. *Journal of Chemical Ecology*, 31:221-236.

Whittaker R. H. , Feeny P. P. 1971. Allelochemics: chemical interactions between species. *Science*, 171: 757-770.

Wichern F. , Mayer J. , Joergensen R. G. , Muller T. 2007. Release of C and N from roots of peas and oats and their availability to soil microorganisms. *Soil Biology & Biochemistry*, 39:2 829-2 839.

Yang L. X. , Yan X. F. , Kong C. H. 2007. Allelopathic potential of root exudates of larch(*Larix gmelini*) on Manchurian walnut(*Juglans mandshurica*). *Allelopathy Journal*, 20:127-134.

Yeates G. W. 1999. Effects of plants on nematode community structure. *Annual Review Phytopathology*, 37:127-149.

Zhao H. , Li H. B. , Kong C. H. 2005. Chemical response of allelopathic rice seedling under varying environmental conditions. *Allelopathy Journal*, 15:105-110.

第15章

根寄生植物的萌发刺激物质研究进展

马永清[①]

摘　要

根据人类的需求,根寄生植物可以划分为杂草(独脚金、列当)和药用植物(肉苁蓉、锁阳)。由于根寄生植物特殊的生活史给它们的防除(杂草)和人工种植带来很大的困难。本章介绍根寄生杂草独脚金和药用根寄生植物肉苁蓉的生活史,综述目前国内外关于根寄生植物发芽刺激物质的研究进展以及研究方法。由于从寄主植物中获得的发芽刺激物质以及这些物质的化学合成物在土壤中均不稳定,从理论上作者认为如果寄主植物能够分泌稳定的发芽刺激物质,就能够刺激大多数寄生杂草的种子在当季发芽,而不会有大量的种子留在土壤中,寄生杂草的问题就不会存在。因此,从寄主植物中寻找稳定的寄生植物发芽刺激物质十分困难,为此作者结合多年的研究结果提出从非寄主植物中筛选根寄生植物萌发刺激物质。研究发现,一些中草药可以刺激列当和独脚金杂草的种子萌发,因此,从非寄主植物中尤其是药用植物中寻找独脚金和列当的萌发刺激物质,由于这些植物在长期进化过程中并没有和寄生杂草生活在相同的条件下,从它们的代谢产物中有可能获得完全与目前鉴定出的萌发刺激物质全新结构的化合物,为开发天然无公害除草剂提供模式化合物。

---

① 西北农林科技大学、中国科学院水利部水土保持研究所,陕西杨凌 712100,E-mail:mayongqing@ms.iswc.ac.cn

前言

世界上大约有 3 000 种被子植物是寄生植物(Kuijt,1969)。寄生植物采用不同的方式侵袭寄主,侵袭寄主根部的寄生植物称之为根寄生植物,侵袭地上部的寄生植物称之为茎寄生植物。根和茎寄生植物根据它们有无叶绿素又可分为半寄生和全寄生植物。在开花植物中寄生状态发生在至少 17 科植物中,包括一些很重要的寄生杂草。寄生状态主要发生在表 15.1 所列的 8 个科的植物中(Parker and Riches,1993)。

表 15.1 发生寄生状态的植物(包括主要的寄生杂草)

科	重要属
玄参科(Scrophulariaceae)	独脚金属(*Striga*),黑蒴属(*Alectra*)
列当科(Orobanchaceae)	列当属(*Orobanche*),野菰属(*Aeginetia*),假野菰属(*Christisonia*)
檀香科(Santalaceae)	檀香属(*Santalum*),百蕊草属(*Thesium*)
蛇菰科(Balanophoraceae)	非洲蛇菰属(*Thonningia*),锁阳属(*Cynomorium*)
旋花科(Convolvulaceae)	菟丝子属(*Cuscuta*)
樟科(Lauraceae)	无根藤属(*Cassytha*)
槲寄生科(Viscaceae)	油杉寄生属(*Arceuthobium*)
桑寄生科(Loranthaceae)	五蕊寄生属(*Dendrophthoe*),离瓣寄生属(*Helixanthera*),桑寄生属(*Loranthus*)

寄生杂草是农业生产中一个很严重的问题,往往导致农作物产量大幅减少(Sauerborn *et al.*,2002;Alcantara *et al.*,2006)。玄参科和列当科的寄生植物主要危害禾本科和豆科作物,其中玄参科中的独脚金是世界上危害最为严重的杂草之一(Parker and Riches,1993)。

一、根寄生植物的生物学特性及生活史

寄生杂草独脚金(*Striga* spp.)种子直径为 0.2 ~0.4 mm,每株植物可以生产 3.7 万 ~5.0 万粒种子(Visser,1981;Pieterse and Pesch,1983;Laing,1984)。这些种子数量巨大且在土壤中可以保持生存力长达 20 年(Bebawi *et al.*,1984;Musselman,1987)。独脚金属杂草的萌发必须依赖于一种外源刺激物质(Saunders,1933),在自然条件下这种萌发刺激物质是由寄主或非寄主植物的幼根分泌提供的。获得该物质后,独脚金种子的"发芽管"可在 24 h 内长出种皮,之后在吸器形成诱导物质的作用下很快形成吸器,与寄主根吸附并在穿入根内后与寄主根的木质部形成联结,与寄主植物竞争性地夺取水分、养分及生长激素。独脚金在地下开

始生长到出苗之间需要 48～56 d,在这段时间里独脚金属杂草对寄主生长造成相当大的危害(Parker and Riches,1993)。独脚金生活史见图 15.1。

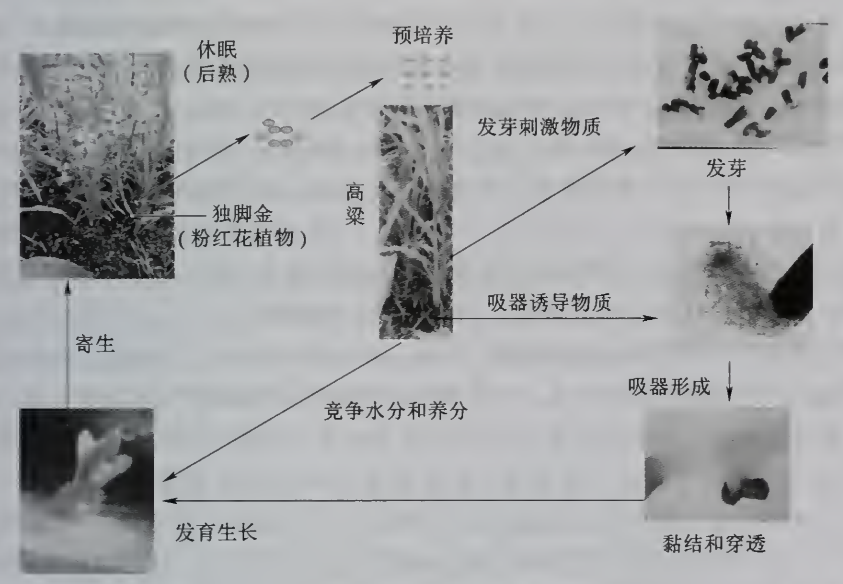


图 15.1　寄生植物独脚金(*Striga hermonthica*)生活史

列当属(*Orobanche* spp.)杂草的种子很小,大部分列当种子的粒重为 3～6 μg。由于种子很小,贮存的能量物质有限,萌发后只能维持几天的生命,因此列当种子只有在萌发后的几天内成功到达寄主根部并且与寄主木质部建立连接才有可能继续存活下去。研究报道每株列当可产生大量种子,如大麻列当的每个蒴果可含有 600～800 粒种子,小列当为 900 粒左右,而弯管列当可以高达 4 000 粒。每株朱砂根列当的蒴果数目为 50 个,因此每株朱砂根列当可以生产 200 000 粒种子。列当属植物不但可生产大量的种子,而且其种子在土壤中还有很强的生命力,其中大麻列当和朱砂根列当种子在土壤中的生命力分别持续 13 年和 10 年(Parker and Riches,1993)。Linke 和 Saxena(1991)在实验室的研究结果表明大麻列当的生存能力可以保持 12 年,朱砂根列当和分枝列当在 8～10 年后仍然具有活力。

成熟的列当种子在适宜的温度和湿度条件下,吸水膨胀后才会对萌发刺激物质发生反应,这个阶段称为种子的预培养,这也是寄生植物对自然环境的一种适应,在自然条件下适宜的温度和湿度就意味着当时的条件已适宜寄主植物生长。种子的萌发阶段必须在萌发刺激物质的作用下才能开始,如果没有萌发刺激物质即没有寄主生长的情况下,1～2 周后列当种子进入二次休眠,等待来年有寄主时再萌发,这又是寄生植物对大自然的一种适应(Matusova *et al.*,2004)。

列当为全寄生杂草,通过根寄生的方式从寄主那里获得全部的营养和水分,由于其特殊的生活史,对作物的危害主要发生在出苗之前的地下生长阶段(Eizenberg *et al.*,2005)。列当只有在萌发刺激物质存在的条件下才能萌发,而后寄生在寄主的根部开始生长。列当和独脚金的生活史非常相似,主要有以下几个过程:发芽、

发芽管找到寄主根、形成吸器和黏结到寄主根部、成功地与寄主木质部建立连接、从寄主中吸收营养和水分进行地下生长，最后长出地表开花并产生大量种子。

列当与寄主之间的相互关系始于寄主根部分泌的次生代谢物质刺激列当种子发芽的阶段。在自然条件下列当属寄生植物的发芽刺激物质是由寄主或非寄主植物的根分泌提供的，发芽后的列当胚根进行伸长生长 3 ~ 4 mm（又有人将这个胚根称为“发芽管”，原因是这个伸长生长的胚根没有根冠）。需要指出的是，列当属植物要完成寄生生活，必须在发芽后从寄主处再获得一种吸器诱导物质，形成乳突状的带黏性的吸器（Losner - Goshen *et al.* ,1991）与寄主根附着并穿入寄主根的木质部和韧皮部形成连接，由于列当属植物属于全寄生植物，自身不具有叶绿素，所以其生长完全依靠从寄主那里夺取水分、养分、生长激素等。

肉苁蓉寄生于超旱生植物梭梭（*Haloxylon ammodendron*）的根部，其寄生生长机理越来越受到研究者的关注。肉苁蓉种子的萌发、吸器的产生以及与寄主的寄生过程是国内外学者研究的重点，有关肉苁蓉的种子萌发、与寄主的寄生关系和植物体的产生过程方面有不同报道（李天然等，1989；盛晋华等，2004；乔学义等，2007），有研究者认为肉苁蓉是通过寄主根尖作用完成萌发和寄生的（李天然等，1989）。2003—2005 年，我们对肉苁蓉的寄生形态发育进行了大量的观察和研究，结果表明，① 人工可以诱导肉苁蓉的种子萌发。② 2,6 - 二甲氧基对苯醌等化学物质可以诱导初生吸器的产生。③ 肉苁蓉属于主动寄生植物，其在初生吸器与寄主幼根粘连后产生次生吸器。④ 肉苁蓉可以寄生在寄主幼根（直径为 0.1 mm 左右）的任意部位（宋玉霞等，2008）。

根据我们的研究结果，得出肉苁蓉的生活史（图 15.2），并采用人工接种的方法，在盆栽条件下接种肉苁蓉获得成功，并开花结实。

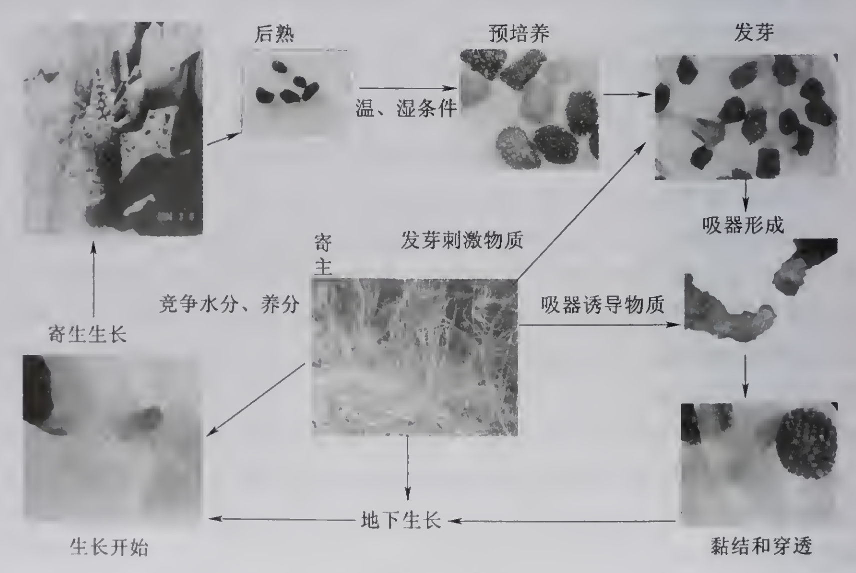


图 15.2　荒漠肉苁蓉的生活史

二、根寄生植物种子萌芽刺激物质及其研究方法

1. 种子萌芽刺激物质

根寄生杂草的萌芽刺激物质研究始于20世纪60年代。现已经发现能够刺激列当种子发芽的物质主要有4种，它们是独脚金醇(strigol)、高粱内酯(sorgolactone)、alectrol和列当醇(orobanchol)(图15.3)，人工合成的类似物有GR6、GR7、GR24等(宋文坚等，2005a；Yonayama *et al.*，2008)，这些物质大部分被命名为独脚金内酯(strigolactones)。

独脚金醇(strigol)(图15.3)是第一个从非寄主植物棉花中分离并鉴定出来的发芽刺激物质(Cook *et al.*，1972)，后来在玉米(Siame *et al.*，1993)、高粱(Hauck *et al.*，1992，Siame *et al.*，1993)和粟(Siame *et al.*，1993)中也鉴定出来。独脚金醇以及人工合成的独脚金醇类似物(通常称为GR，图15.3)均可以同时刺激列当和独脚金这两种杂草的种子萌发。

图15.3　根寄生植物种子萌芽刺激物质结构式

高粱内酯(sorgolactone)(图15.3)是另一类从高粱中鉴定出来的萌芽刺激物质(Hauck *et al.*，1992)，而alectrol(图15.3)是从豇豆[*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]的根系分泌物中鉴定出来的(Müller *et al.*，1992)，最新的研究表明这种化合物是醋酸列当醇(orobanchyl acetate，图15.3)(Xie *et al.*，2008a)。Yokota等人(1998)从红三叶草中鉴定出的小列当萌芽刺激物质列当醇(orobanchol)，Yoneya-

ma 等人(2004)发现番茄根分泌物中的独脚金醇类似物可以刺激小列当的种子萌发。

尽管科学家们从很多的寄主植物中鉴定出多种萌芽刺激物质,并且可以诱导多种寄生植物种子发芽,但它们在化学结构上很相似,这可能说明这些物质的生物合成途径是一致的(Bouwmeester *et al.*,2003)。独脚金内酯被很多研究者称为倍半萜烯内酯(sesquiterpene lactones)(Bulter, 1995; Yokota *et al.*, 1998; Galindo *et al.*,2002),其结构与高级类萜/类异戊二烯相似,并很有可能是从这些物质中衍生出来的(Bouwmeester *et al.*,2003)。Matusova 等人(2005)的研究表明能够刺激独脚金和列当种子发芽的独脚金内酯的生物合成来自于胡萝卜素途径(carotenoid pathway)。Akiyama 等人(2005)从百脉根中分离出的一种独脚金醇类似物(5-deoxystrigol)被发现是诱发丛枝菌根真菌分支的物质,这一发现突显了植物与真菌之间的密切关系。

独脚金内酯的化学结构式已经经过物理和色谱数据得到证实,化学合成开始于上世纪 70 年代,一直到 90 年代末最终取得了合成物质(Cook *et al.*, 1972; Heather *et al.*,1976; Brooks *et al.*,1985; Matsui *et al.*,1999a; 1999b; Sugimoto *et al.*, 1997; 1998)。由于这类化合物的结构复杂,合成费用昂贵,至今未能够进行工业化生产。

用于鉴定列当属植物天然萌芽刺激物质的研究相对较少,而且都是部分分离、提纯萌芽刺激物质,并未能够获得可靠的化合物结构式,这其中的原因主要是上述寄主中萌芽刺激物质在分离过程中含量过低以及物质严重不稳定。

2008 年 9 月 11 日出版的 Nature 杂志上,同时发表了两篇文章,研究人员在不同的国家从不同的植物中同时发现了调控植物分枝的第三种激素——独脚金内酯(strigolactones),传统上科学家们认为植物茎分枝是由生长素和细胞分裂素这两种激素调控,而独脚金内酯能够调控植物分枝的发现,对于促进世界各国开展新型植物激素的研究,以及植物发育调控具有重要意义。这一发现在很大程度上使得寄生植物萌芽刺激物质以及新型植物激素的研究成为热门的话题(Gomez-Roldan *et al.*,2008; Umehara *et al.*,2008)。

除了根系分泌物以外,有很多其他化合物也可以刺激经过预培养的独脚金属杂草的种子发芽。常见的植物激素如乙烯、脱落酸、细胞分裂素、赤霉素均在不同程度上刺激经过预培养的独脚金种子发芽(表 15.2)。在上述化合物中只有乙烯气体是被直接应用于生产实践(Egley and Date, 1970),在美国的北卡罗来纳州利用乙烯气体可以使土壤中 90% 的大独脚金(*S. asiatica*)种子"自杀发芽"(Eplee, 1975),也是美国彻底解决大独脚金侵染玉米带的成功范例。由于需要巨额投资以及使用乙烯气体的安全性限制,这一技术没有能够在发展中国家尤其是非洲国家大面积推广。乙烯利可以产生乙烯,但不能刺激未经过预培养、埋在土壤中的独脚金(*S. hermonthica*)种子发芽。但有田间试验表明在灌水后将乙烯利加入到土壤中,可以减少独脚金地上部植株数量 39% ~84% (Babiker and Hamdoun, 1983)。

表 15.2 刺激独脚金种子发芽的其他化合物

化合物	参考文献
脱落酸(abscisic acid)	Hsiao *et al.*,1988
6-苯甲基氨基嘌呤(6-benzylaminopurine)	Worsham *et al.*,1959
细胞分裂素(cytokinins)	Babiker *et al.*,1993
乙烯(ethylene)	Egley and Dale,1970;Eplee,1975
激动素(kinetin)	Worsham *et al.*,1959
赤霉素+激动素(GA3 + kinetin)	Yoshikawa *et al.*,1978
赤霉素+激动素+1-萘乙酸[GA3 + kinetin + NAA(1-napthaleneacetic acid)]	Yoshikawa *et al.*,1978
激动素+1-萘乙酸(kinetin + NAA)	Yoshikawa *et al.*,1978
6-乙基氨基嘌呤(6-phenethylaminopurine)	Worsham *et al.*,1959
倍半萜烯内酯(sesquiterpene lactones)	Fischer *et al.*,1989;1990
6-(2-甲基)氨基嘌呤[6-(2-thenyl) aminopurine]	Worsham *et al.*,1959
噻苯隆(thidiazuron,TDZ)	Babiker *et al.*,1992;Logan and Stewart,1995
玉米素(zeatin)	Hsiao *et al.*,1988
乙烯利[ethephon(2-chloroethylphosphonic acid)]	Babiker and Hamdoun,1983

2. 研究方法

(1) 独脚金种子发芽实验方法

① 种子表面消毒:在超净工作台内进行,首先将种子放在上部开口的容器中(其底部用尼龙网封住,外套一个小烧杯),加入有效成分的质量分数为1%的次氯酸钠溶液于烧杯中,将烧杯放入超声波清洗器中超声处理3 min后,用无菌水充分冲洗直到无色为止,然后加入75%的乙醇在超声波清洗器中处理1 min,再用无菌水充分冲洗直到无色为止,表面消毒后的种子在无菌状态下晾干备用(Parker *et al.*,1997)。

② 种子预培养:在培养皿内(φ 90 mm)放入2张消毒滤纸,加入6 mL消毒蒸馏水,在滤纸上均匀放置直径约8 mm的玻璃滤片,将消毒后的种子均匀撒播于滤纸上,每滤片20~60粒种子,培养皿用封口膜密封后置于30℃培养箱中培养12~15 d。

③ 发芽实验:采用有机溶剂的提取液实验时,先取提取液20 μL加入培养皿内预先放好的玻璃滤片上,置室温下1 h以挥发有机溶剂,之后在其上面放入预培

养后的种子(用滤纸除去多余水分)并加入 40 μL 无菌水,处理后种子在培养箱中培养 24 h。采用蒸馏水提取液时,先在培养皿中放入预培养后的种子(用滤纸除去多余水分),直接加入 20 μL 提取液。培养皿用封口膜密封后置于 30℃ 培养箱中培养 24 h 后于目镜为 20 倍的解剖镜下观察记录发芽(若胚根长出种皮即认为该种子已发芽)与未发芽的种子数量。

④ 对照:由于独脚金种子在没有萌芽刺激物质的条件下不能够发芽,所以每次实验必须同时采用两个对照处理,已知的人工合成的萌芽刺激物质 GR24(GR24 由荷兰 Binne Zwanenburg 教授实验室合成),可以表明种子的发芽率(正对照),和一个蒸馏水对照(负对照),如果蒸馏水对照没有发芽,提取物处理发芽可以说明测试的萌芽刺激物质有效。

(2) 列当种子发芽实验方法

① 种子表面消毒:与独脚金种子相同。

② 种子预培养:列当的种子必须经过一段时间的温湿环境预培养,才能对萌芽刺激物质发生响应。在培养皿内(ϕ 90 mm,高 20 mm)重叠放入两张滤纸,加入 6 mL 0.1 mmol/L 的赤霉素(Joel,1991;Yasumoto,1995),然后在滤纸上面均匀放置直径约 5 mm 的玻璃纤维滤片(Whatman GF/A)约 150 片。将表面消毒后的小列当种子均匀撒在滤片上(每个滤片上撒 20 ~ 40 粒种子),培养皿用封口膜密封后,放置在 25℃ 恒温培养箱中培养 6 d 后进行发芽实验。

③ 发芽实验:先将预培养好的带有种子的玻璃纤维滤片放入培养皿中,在每个玻璃纤维滤片上直接加入蒸馏水提取液溶液 15 μL,同时以无菌水处理作为对照。将一张滤纸(ϕ90 mm)折叠 3 次,加入无菌水,放在培养皿中心,以保持皿中的湿度。培养皿用封口膜密封后,置于 25℃ 恒温培养箱中培养 10 d,在 20 × 16 倍的显微镜下观察记录发芽的种子数量,如果胚根(发芽管)长出种皮即认为该种子已经发芽,表明该提取物可以刺激小列当种子发芽。

有机溶剂提取液的实验方法与蒸馏水提取液的种子发芽不同的是先在新的玻璃纤维滤片上加入不同浓度的有机溶剂提取液 15 μL,在超净工作台中放置 30 min,以便有机溶剂完全挥发,然后重叠放入带有预培养种子的玻璃纤维滤片,再在两层玻璃纤维滤片上加入 30 μL 无菌水,其余的步骤和水提取液的相同。

④ 对照:同独脚金发芽实验,也需要做两个对照处理。

(3) 萌芽刺激物质的收集方法

① 采用组培根的方式获得根分泌物:采用组培根的方法获得根系分泌物的研究是一种比较直接的方法(Ma *et al.*,1996;Yasuda *et al.*,2003)。组培根的培养目前主要采用 MS、B_5 等液体培养基。

获得组培根的方法如下:将金钩南瓜种子流水处理 24 h 后,在无菌条件下将种子先用 75% 乙醇超声波表面消毒 1 min,无菌水清洗 3 ~ 5 次,然后用 1 % 次氯酸钠超声波消毒 5 min,无菌水清洗 3 ~ 5 次后在无菌操作下播入装有 50 mL 改良 B_5 琼脂培养基的 200 mL 三角瓶中[KNO_3 24.64 mmol/L,$(NH_4)_2SO_4$ 2.06 mmol/L,$MgSO_4$ ·

$7H_2O$ 1.00 μmol/L，$CaCl_2 \cdot 2H_2O$ 1.00 mmol/L，$NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$ 1.10 mmol/L，Na_2-EDTA 0.1 mmol/L，$FeSO_4 \cdot 7H_2O$ 0.10 mmol/L，$MnSO_4 \cdot 7H_2O$ 62.78 μmol/L，$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ 6.94 μmol/L，$Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$ 1.03 μmol/L，$CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 0.16 μmol/L，$CoCl_2 \cdot 6H_2O$ 0.10 μmol/L，KI 4.52 μmol/L，烟酸（$C_6H_5NO_2$）8.12 μmol/L，盐酸硫胺素 29.65 μmol/L，盐酸吡哆醇（$C_8H_{11}NO_3 \cdot HCl$）4.86 μmol/L，肌醇（$C_6H_{12}O_6$）0.56 μmol/L，NAA 2.15 μmol/L]，调 pH 为 5.60，置于 25 ℃、8 h 光照、光强为 20 000 lx 的智能光照培养箱中培养。8 d 后待幼根长至 3～5 cm 时在无菌条件下取出，用无菌水洗去琼脂，切取 1 cm 长的幼根，转接至改良 B_5 液体培养基中。放置于 70 r/min 的摇床上，在 25℃黑暗环境中培养 19 d 后取其幼根转入新的改良 B_5 液体培养基中继代培养，如此反复多次继代培养形成稳定的培养根。

不同植物采用的培养基不同，要根据具体的植物的特性去摸索。采用组培根的方式可以避免由于微生物的作用而造成活性物质降解。获得稳定的组培根后可以收集培养出的幼根，经过低温冻干后磨粉，从中提取发芽刺激物质，而常用的是收集培养过的培养基中的根系分泌物，这种方法获得的分泌物种类相对单一，便于分离、鉴定。采用这种方式需要在无菌条件下进行，实验室必须具备无菌操作所需要的仪器设备。

② 采用水培方式：这种方式被大多数研究者采用（Toda *et al.*，1999；Goldwasser *et al.*，2008；Yoneyama *et al.*，2008），但目前没有一种水培液可以适用于所有植物的培养，和采用组培根的研究方法一样，需要针对具体的植物去摸索。Yoneyama等（2008）采用的方法是首先将两种能够分泌小列当种子萌芽刺激物质的植物种子（白羽扇豆 *Lupinus albus* L.，鹰嘴豆 *Cicer arietinum* L.）用 70% 的乙醇进行表面消毒 2 min，然后用 1% 的次氯酸钠处理 2 min，经过表面消毒的种子用无菌蒸馏水充分清洗后，放置在一个容器中，上面铺上加入蒸馏水的滤纸，在黑暗条件下 23℃的恒温箱发芽 3 d。发芽后的幼苗（20～100 株）移栽到一个底部铺有一层纱布，长、宽、高分别为 28 cm×23.5 cm×9 cm 的底部带有缝隙的容器中，将这个容器放在一个略大一些（长、宽、高分别为 28 cm×23.5 cm×11 cm）的底部不带有缝隙的容器中，里面加入 1 L 自来水作为培养基，放置在光强为 120 μmol 光量子/($m^2 \cdot s$)、昼夜温度为 25/23℃，光照为 14 h、10 h 的恒温培养箱中。幼苗在自来水中培养 7 d 后，更换到不含磷的 1/2 Tadano and Tanaka 培养基中（Tadano and Tanaka，1980）生长 3 d。将经过上述方法培养后的两个容器幼苗转入一个更大的容器（长、宽、高分别为 53.5 cm×33.5 cm×14 cm）中，加入 10 L 自来水和 1 mmol/L $CaCl_2$。容器中用循环泵供气，泵上附带一个装有活性炭的小盒，用来吸附根系分泌物。幼苗在这样的容器中生长 8 d，容器的培养基和活性炭隔天更换。更换下来的活性炭用丙酮脱洗，在真空中将丙酮蒸发后，残余物溶入 50 mL 的蒸馏水中，用 50 mL 乙酸乙酯萃取 3 次，合并乙酸乙酯相，用 0.2 mol/L K_3PO_4（pH 8.3）脱洗，用无水硫酸钠除去水分后，在旋转蒸发仪中浓缩。浓缩物保存在 4℃条件下

一个密封的玻璃小瓶中用于活性物质的分离和鉴定。

Tadano and Tanaka(1980)缺磷的培养基组成如下：N(0.50 mmol/L NH_4NO_3，0.33 mmol/L $NaNO_3$)，K(0.45 mmol/L K_2SO_4)，Ca(0.72 mmol/L $CaCl_2$)，Mg(0.40 mmol/L $MgSO_4$)，Fe(13.17 μmol/L $FeSO_4$)，Mn(6.62 μmol/L $MnSO_4$)，B(8.09 μmol/L H_3BO_3)，Zn(1.24 μmol/L $ZnSO_4$)，Cu(0.063 μmol/L $CuSO_4$)，Mo[0.030 μmol/L $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$]，在此基础上分别加入0.083，0.83，8.33，83.33 μmol/L NaH_2PO_4，测定11种农作物在上述培养基的生长情况。从他们的实验结果看出，11种作物中加入0.83～8.33 μmol/L的NaH_2PO_4时生长基本上正常。在测试的作物中他们认为对低磷酸浓度适应性比较大的作物是：水稻、玉米、小豆；适应性中等的是：小麦、大麦、大豆；适应性小的是：白菜。

Yoneyama等人(2007a)研究表明缺磷条件下促进了红车轴草分泌列当醇(orobanchol)，同一研究组(Yoneyama *et al.*，2007b)同年又报道指出，在同时缺氮和缺磷条件下能够促进高粱早期幼苗分泌5－脱氧独脚金醇(5－deoxystrigol)。

(4) 萌芽刺激物质的分离鉴定

下面介绍作者从事独脚金醇分离鉴定的内容。研究采用了大量的组培根分泌物进行提取、分离活性物质的研究。首先是分泌物的浓缩，我们将经过培养8周的山豆根组培根的培养基中的活性物质吸附在XAD－4树脂上，然后用甲醇脱洗，再经减压浓缩。很多天然化学物质研究者采用XAD－4树脂吸附活性物质，该技术是由Tang和Young二人于1982年发明使用，现在也成功地利用于根寄生植物萌芽刺激物质的分离提纯(马永清等，2003；Visser *et al.*，1987；Hauck *et al.*，1992；Muller *et al.*，1993)。

将一玻璃柱(50 mm×400 mm)用XAD－4树脂(500 g)充填后，用蒸馏水充分洗柱，上载过滤培养液至饱和。是否饱和的检查是通过将流出柱的溶液用独脚金杂草种子发芽实验来决定。将达到饱和的XAD－4树脂从柱中取出，加入甲醇后在超声波处理器内常温提取5次(5×500 mL)。用旋转蒸发仪除去甲醇后，残留物再用低温冻干机冻干。将20 L过滤培养液经XAD－4树脂处理后的残留物溶于150 mL的蒸馏水中，用乙酸乙酯萃取(5×400 mL)。用旋转蒸发仪除去甲醇后，残留物溶于5 mL甲醇∶水(1∶1)中。

将一玻璃柱(35 mm×400 mm)用溶于1∶1甲醇∶水的Sephadex LH20填充至350 mm高度。将经乙酸乙酯萃取的残留物上柱，控制流速为0.40 mL/min。每隔25 min收集一个样品，共收集100个样品。经发芽实验(原液和稀释50倍)后，合并有活性的组分，除去溶剂后再溶于10 mL的蒸馏水中注入C_{18}柱中。进样之前C_{18} Sep－Pak柱(10 g)先用50 mL甲醇清洗后，再用50 mL蒸馏水活化。进样后采用0～100%甲醇∶水溶液(以10%浓度递增)各50 mL进行洗柱，每种溶液的流出液分别收集在试管中(10 mL一个样)，然后进行发芽实验。

经C_{18} Sep－Pak柱层析分离后的活性物质，溶于2 mL的甲醇中，用岛津公司生产的高效液相色谱分析仪进行了进一步的分取、分析。分取液相采用[ODS－UG－5

(20 mm × 250 mm)]分取柱,采用65%(甲醇: 水)做流动相,流速为6.0 mL/min,紫外吸收在245 nm处。分析液相采用[CN - UG - 5(250 mm × 4.6 mm)]的高效液相色谱分析柱,采用50%(甲醇: 水)做流动相,流速为0.5 mL/min,紫外吸收在245 nm处,进样后,每分钟收集一个流出样,分别进行生物测定。独脚金醇也在同样的条件下进行。经分析液相色谱柱分离的活性物质除去溶剂后进行质谱分析。采用 Joel JMS - AX505 HA 电子撞击质谱仪,探测器温度逐渐从 50℃ 增加到 210℃,离子化能和发射电流分别为 70 eV 和 300 μA(马永清等,2003)。

三、从非寄主植物中筛选根寄生植物萌芽刺激物质

根据已有的证据和实验研究结果可以看出,从寄主植物中获得的萌芽刺激物质以及这些物质的化学合成物在土壤中均不稳定(Babiker *et al.*,1987;Fate *et al.*,1990;Joel *et al.*,1995)。这样,有人提出从非寄主植物中寻找稳定有效的萌芽刺激物质或者找到新的结构框架,利用这些框架合成稳定的衍生物(Ma *et al.*,1996)。从理论上作者认为如果寄主植物能够分泌稳定的萌芽刺激物质,就能刺激大多数寄生杂草的种子在当季发芽,而不会有大量的种子留在土壤中,寄生杂草的问题就不复存在。因此,从寄主植物中寻找寄生植物萌芽刺激物质是非常困难的。

目前药用植物的生物活性物质的研究及其生产、储藏、加工等技术仅限于中药学研究范围(郊占虎等,1997)。另一方面大力发展药用植物栽培与精、深加工前景广阔,远景诱人。依据药用植物在栽培管理上的特点,可实行粮药、林药、草药、果药间作套种(赵渤,2000)。药用植物往往含有大量结构众多的活性物质,因此,从传统中药草(非寄生植物)中筛选具有活性高和稳定性强的刺激根寄生杂草植物种子发芽的物质不仅具有重要的理论意义,而且也可为我国中草药的利用开辟新途径,如将中草药和农作物生产结合起来,采用中草药和作物轮作等方式,在种植中草药的同时,采用非寄主诱导发芽的"自杀发芽"的方式来防除列当和独脚金杂草。这对于改善农村产业结构、促进农业可持续发展、增加农民收入和维持生态平衡都具有重要的意义。

产生上述思想的起源是我们于 1996 年发现传统中草药山豆根(*Menisperum daurium*)能够分泌独脚金萌芽刺激物质(Ma *et al.*,1996),作者认为既然一种中国药用植物能够分泌萌芽刺激物质,那么中国其他的中草药也是可能分泌萌芽刺激物质的。这样从 1999 年开始,我们先后通过收集我国常见中草药,试验这些中草药水和甲醇提取液对独脚金和小列当种子发芽刺激效应。研究结果表明,所试验的 383 种中草药中,有 20 种中草药的蒸馏水提取物可以刺激独脚金种子发芽(Ma *et al.* 2004),其中能够刺激独脚金种子发芽率超过 50% 的中草药有 7 种(表 15.3),另外有 7 种中草药的甲醇提取物可以刺激独脚金种子发芽(表 15.4)。

表 15.3　中草药蒸馏水提取物刺激独脚金种子的发芽率(≥50%)　单位:%

中草药名称	药用部位	原液	稀释 10 倍液
金钱蒲 *Acorus gramineus* Soland	根茎	69	61
龙牙草 *Agrimonia pilosa* Ledeb. var. *japonica*(Miq.)Nakai	全株	73	18
槟榔 *Areca catechu* L.	果皮	72	25
红橘 *Citrus tangerina* Hort. ex Tanaka	果皮	60	44
穿破石 *Cudrania cochinchinensis*(Lour.)Kudo et Masam	根茎	73	18
玄参 *Scrophularia ningpoensis* Hemsl.	根	62	14
天葵子 *Semiaguilegia adoxoides*(DC.)Makino.	根茎	88	70

对照:蒸馏水发芽率为 0.0%,10^{-5} GR24 为 91%。

表 15.4　中草药甲醇提取物刺激独脚金种子的发芽率　单位:%

中草药名称	药用部位	原液	稀释 10 倍液
竹节草 *Chrysopogon aciculatus*(Retz.)Trin.	全株	83	70
紫草 *Lithospermum erythrorhizon* Sieb.	根	77	11
甘松 *Nardostachys chinensis* Bat.	全株	51	23
白花蛇舌草 *Oldenlandia diffusa*(Wild.)Roxb.	全株	64	8
马齿苋 *Portulaca oleracea* L.	地上部	50	11
天葵子 *Semiaguilegia adoxoides*(DC.)Makino.	根茎	89	11
丁香 *Syzygium aromaticum*(L.)Merr. et Perry	花蕾	50	43

对照:蒸馏水发芽率为 0.0%,10^{-5} GR24 为 88%。

采用同样的研究方法我们选用 240 种中草药,采用 2 个不同浓度(原液,10 倍稀释液)对这些中草药刺激小列当种子发芽进行研究。结果发现,蒸馏水提取物有 220 种中草药没有刺激小列当种子发芽的作用;甲醇提取物有 198 种中草药也没有刺激作用。我们只对水和甲醇提取液 4 个浓度中,其中任何一个浓度能够刺激小列当种子发芽率超过 50% 的中草药进行了报道(金付平等,2008)。在此工作的基础上我们再次对新收集到的 127 种中草药开展了同样的实验,结合这两次实验结果,能够刺激小列当种子萌发的中草药见表 15.5。

表 15.5　中草药蒸馏水提取物刺激小列当种子的发芽率　单位:%

中草药名称	药用部位	原液	10 倍液
灯心草 *Juncus effuses* L. var. *decipiens* Buchen	全株	73	90
降香 *Quisqualis indica* L.	树干	22	79
王不留行 *Vaccaria segetalis*(Neck.)Garcke	种子	8	65
火麻仁 *Cannablis sativa* L.	种仁	8	66
莲须 *Nelumbo nucifera* Gaertn.	雄蕊	2	69
炙远志 *Polygala tenuifolia* Willd	根	6	53

续表

中草药名称	药用部位	原液	10 倍液
南沙参 *Adenophora tetraphylla*(Thunb.)Fisch	根	44	83
干姜 *Zingiber officinale* Rosc	根茎	10	80
豆蔻 *Amomum cardamomum* L.	花	12	72
荜拨 *Piper longum* L.	果	9	55

对照:无菌水处理的发芽率为 0.0%,10^{-5} GR24 为 76%。

蒸馏水提取物中原液刺激小列当种子的发芽率大于 50% 的有 10 种中草药如:灯心草(72.7%),10 倍稀释液刺激小列当种子的发芽率均大于 50% 的中草药有:灯心草、降香、王不留行、火麻仁和漏芦等,其中灯心草刺激小列当的发芽率最高(90.3%),降香次之,漏芦最低(54.3%);另外灯心草、降香和莲须的 10 倍稀释液均能刺激小列当种子的发芽率高达 69% 甚至 70% 以上。甲醇提取液的原液刺激小列当发芽率超过 50% 的有 26 种中草药,如:半夏、谷芽、草果、川贝母和王不留行,它们中谷芽的刺激率最高(74.3%),草果的最低(53%)。10 倍稀释液刺激小列当发芽率超过 50% 的是天南星、百部、胡麻仁、桑椹、马齿苋、天葵子、红藤、姜黄、萆薢、灯心草和艾叶,其中桑椹刺激小列当发芽率最高(83.3%),和除百部、姜黄、萆薢之外的其他中草药均有显著差异,红藤的最低(50.0%)(金付平等,2008,表 15.6)。

表 15.6　中草药甲醇提取物刺激小列当种子的发芽率　　单位:%

中草药名称	药用部位	原液	10 倍液
天南星 *Arisaema consanguineum* Schott	根茎	6	60
王不留行 *Vaccaria segetalis*(Neck.)Garcke	种子	64	54
川贝母 *Fritillaria cirrhosa* D. Don	鳞茎	61	58
桑椹 *Morus alba* L.	果	35	83
谷芽 *Oryza sativa* L.	果	74	50
马齿苋 *Portulaca oleracea* L.	全株	28	61
天葵子 *Semiaquilegia adoxoides*(Dc.)Mak.	根茎	21	58
姜黄 *Curcuma longa* L.	根茎	21	67
萆薢 *Dioscorea hypoglauca* Palib	根茎	14	73
灯心草 *Juncus effuses* L. var. *decipiens* Buchen	全株	48	53
艾叶 *Artemisia argyi* Lévl. et Vant	叶	25	62
豆蔻 *Amomum cardamomum* L.	花	50	64
白花蛇舌草 *Oldenlandia diffnsa*(Wild.)Roxb	全株	57	35

续表

中草药名称	药用部位	原液	10 倍液
浙贝 *Fritillaria verticaillata* Wild.	鳞茎	59	12
芫花 *Daphne genkwa* Sieb. et Zucc	花蕾	35	61
山药 *Dioscorea opposite* Thunb	根茎	64	10
干姜 *Zingiber officinale* Rosc	根茎	49	86
粉葛 *Pueraria lobata*(Willd.)Ohwi	根	56	10
南沙参 *Adenophora tetraphylla*(Thunb.)Fisch	根	68	85
牛筋草 *Eleusine indica*(L.)Gaertn	全株	64	36
积雪草 *Centella asiatica*(L.)Urb	全株	9	53
大红袍 *Myrsine africana* L.	全株	8	58
芦子 *Piper paepuloides* Roxb	全株	23	50
薤白 *Allium macrostemon* Bge	鳞茎	70	11

对照:无菌水处理的发芽率为 0.0%,10^{-5} GR24 为 76.0%。

采用同样的方法我们也对肉苁蓉的种子开展了刺激萌发实验,但在我们收集到的中草药中没有发现可以刺激肉苁蓉的种子萌发的中草药。目前关于肉苁蓉种子萌发是否需要一个预培养还没有明确的报道,其萌发刺激物质尚有待进一步深入研究。

从我们的筛选实验来看,能够刺激独脚金种子萌发的中草药并不能够刺激小列当种子萌发,反之亦然。在蒸馏水提取物中能够同时刺激两种寄生植物种子萌发的只有一种中草药灯心草(表 15.7),而在甲醇提取物中能够同时刺激两种寄生植物种子萌发的植物有马齿苋、白花蛇舌草和天葵子 3 种(表 15.8)。但无论是蒸馏水还是甲醇提取物,能够刺激独脚金和小列当种子萌发的中草药均不能刺激肉苁蓉种子萌发。

表 15.7　蒸馏水提取液刺激独脚金、小列当、肉苁蓉种子萌发情况

中草药名称	药用部位	独脚金	小列当	肉苁蓉
金钱蒲 *Acorus gramineus* Soland	根茎	√	×	×
南沙参 *Adenophora tetraphylla* (Thunb.)Fisch	根	×	√	×
龙牙草 *Agrimonia pilosa* Ledeb. var. *japonica*(Miq.)Nakai	全株	√	×	×
豆蔻 *Amomum cardamomum* L.	花	×	√	×
槟榔 *Areca catechu* L.	果皮	√	×	×
火麻仁 *Cannablis sativa* L.	种仁	×	√	×
红橘 *Citrus tangerina* Hort. ex Tanaka	果皮	√	×	×

续表

中草药名称	药用部位	独脚金	小列当	肉苁蓉
穿破石 *Cudrania cochinchinensis*(Lour.)Kudo et Masam	根茎	√	×	×
灯心草 *Juncus effuses* L. var. *decipiens* Buchen	全株	√	√	×
甘松 *Nardostachys chinensis* Bat.	全株	√	×	×
莲须 *Nelumbo nucifera* Gaertn.	雄蕊	×	√	×
荜拨 *Piper longum* L.	果	×	√	×
炙远志 *Polygala tenuifolia* Willd	根	×	√	×
降香 *Quisqualis indica* L.	树干	×	√	×
玄参 *Scrophularia ningpoensis* Hemsl.	根	√	×	×
天葵子 *Semiaguilegia adoxoides*(DC.)Makino.	根茎	√	×	×
王不留行 *Vaccaria segetalis* (Neck.)Garcke	种子	×	√	×
干姜 *Zingiber officinale* Rosc	根茎	×	√	×

表 15.8 中草药甲醇提取液刺激独脚金、小列当、肉苁蓉种子萌芽情况

中草药名称	药用部位	独脚金	小列当	肉苁蓉
南沙参 *Adenophora tetraphylla*(Thunb.)Fisch	根	×	√	×
薤白 *Allium macrostemon* Bge	鳞茎	×	√	×
豆蔻 *Amomum cardamomum* L.	花	×	√	×
天南星 *Arisaema consanguineum* Schott	根茎	×	√	×
艾叶 *Artemisia argyi* Lévl. et Vant	叶	×	√	×
姜黄 *Curcuma longa* L.	根茎	×	√	×
芫花 *Daphne genkwa* Sieb. et Zucc	花蕾	×	√	×
萆薢 *Dioscorea hypoglauca* Palib	根茎	×	√	×
山药 *Dioscorea opposite* Thunb	根茎	×	√	×
牛筋草 *Eleusine indica*(L.)Gaertn	全株	×	√	×
川贝母 *Fritillaria cirrhosa* D. Don	鳞茎	×	√	×
浙贝 *Fritillaria verticaillata* Wild.	鳞茎	×	√	×
灯心草 *Juncus effuses* L. var. *decipiens* Buchen	全株	×	√	×
桑椹 *Morus alba* L.	果	×	√	×
大红袍 *Myrsine africana* L.	全株	×	√	×
甘松 *Nardostachys chinensis* Bat.	全株	√	×	×

续表

中草药名称	药用部位	独脚金	小列当	肉苁蓉
白花蛇舌草 *Oldenlandia diffusa*(Wild.) Roxb.	全株	√	√	×
谷芽 *Oryza sativa* L.	果	×	√	×
芦子 *Piper paepuloides* Roxb	全株	×	√	×
马齿苋 *Portulaca oleracea* L.	地上部	√	√	×
粉葛 *Pueraria lobata*(Willd.) Ohwi	根	×	√	×
大血藤 *Sargentodoxa cuneata*(Oliv.) Rehd. et wils	茎	×	√	×
天葵子 *Semiaguilegia adoxoides*(DC.) Makino.	根茎	√	√	×
丁香 *Syzygium aromaticum*(L.) Merr. et Perry	花蕾	√	×	×
王不留行 *Vaccaria segetalis*(Neck.) Garcke	种子	×	√	×
干姜 *Zingiber officinale* Rosc	根茎	×	√	×

四、根寄生植物的防治与利用

1. 根寄生杂草的防治

独脚金属杂草共有35种,其中11种对农田造成危害(Raynal - Roques,1991),特别是寄生于禾谷类作物的 *Striga hermonthica*(Del) Benth 和 *Striga asiatica* (L.) Kuntze 对农业生产造成巨大损失。*S. hermonthica* 主要分布于非洲及阿拉伯国家,而 *S. asiatica* 分布较广,除了在非洲给作物生产造成巨大损失以外,该杂草在东南亚和中国南方部分省区也有分布(Parker and Riches,1993)。独脚金属杂草很难防除,主要是由于其生态适应性强而造成的。在100多种列当中,有6种对作物造成危害,属于寄生杂草,它们是向日葵列当(*O. cumana*)、分枝列当(*O. aegyptiaca*)、大麻列当(*O. ramose*)、弯管列当(*O. cernua*)、小列当(*O. minor*)和朱砂根列当(*O. crenata*)(Parker and Riches,1993)。

现有的杂草防除技术对根寄生杂草并不十分有效,人工除草只对那些受到轻度侵染的地块或者经过其他除草方式后剩余的列当杂草的清除有效,其主要缺点是对寄主作物造成严重伤害,因为这些杂草完全寄生在寄主根部,拔草势必会影响寄主植物的生长。另外,在播种真寄主后,采用捕获作物来诱导根寄生杂草种子萌发并寄生,在根寄生杂草没有完成生活史之前,使寄主植物枯萎死亡,但这种方法一般很难在生产实践中应用,因为作物的生长季节一般不允许这样做。还有一种方法是采用某种根系能够分泌刺激根寄生杂草种子萌发物质的作物,但其自身又不会被根寄生杂草正常寄生,该作物(称之为诱捕作物)本身也可以正常收获,有关这方面的研究在实验室条件下已经进行多年(Linke *et al.*,1991)。对于小列当而言,有研究表明小麦可以作为诱捕作物(Lins *et al.*,2006)。Ross 等(2004)和

Lins 等(2006)利用水培和皿培方法证明小麦是小列当的“诱捕”作物,即小麦分泌的化感物质可以刺激小列当种子萌发。目前还没有关于不同年代冬小麦品种对小列当种子萌发的研究报道。分别用水和甲醇浸提不同年代的冬小麦植株在不同生育时期的根际土,所得浸提液用于诱导小列当萌发,根据小列当的萌发率筛选出能刺激小列当萌发率高的小麦品种,这样就可以在小列当危害严重的地区种植几年该品种小麦,从而达到防除小列当对农作物危害的目的,也可为列当科内其他种杂草的防除提供参考。

表 15.9 所列不同年代的冬小麦根际土水浸提液原液和稀释 10 倍液刺激小列当发芽率结果(董淑琦等,2009),其中,丰产 3 号和长武 131 两个小麦品种在分蘖期的根际土浸提液都不能刺激小列当萌发,而小偃 22 号小麦的根系分泌物刺激小列当最高发芽率仅为 11.4%。在拔节期,5 个小麦品种的根系都可分泌刺激小列当萌发的化感物质,宁冬 1 号和其他 4 个小麦品种之间小列当发芽率差异达到显著水平。小麦根系在抽穗期分泌的化感物质刺激小列当发芽率达到最高,宁冬 1 号小麦根际分泌物刺激小列当发芽率最高为 42.8%。而在开花期,只有丰产 3 号等 3 个品种小麦的根系分泌物能刺激小列当萌发,且发芽率比较低。

表 15.9　根际土蒸馏水浸提液原液刺激小列当的发芽率　　单位:%

品种＼生育期	分蘖期	拔节期	抽穗期	开花期
碧玛 1 号(20 世纪 50 年代)	10.3	15.2	22.2	0
丰产 3 号(20 世纪 60 年代)	0	10.33	36.2	9.7
宁冬 1 号(20 世纪 70 年代)	8.1	22.7	42.8	5.7
长武 131(20 世纪 80 年代)	0	11.9	23.0	0
小偃 22 号(20 世纪 90 年代)	11.4	14.9	30.5	4.7

对于碧玛 1 号,随着小麦的生长,前面三个生育期根系能分泌出化感物质刺激小列当萌发;而在抽穗期之后,小列当不萌发,这表明碧玛 1 号小麦根系分泌的刺激物质逐渐减弱甚至消失。对于丰产 3 号,在返青后根系分泌物的浓度才达到能刺激小列当萌发的浓度范围,即该品种小麦对小列当种子萌发的刺激作用在返青后表现比较明显。宁冬 1 号和小偃 22 号小麦品种在整个生育期的根系分泌物都能刺激小列当萌发。对于长武 131,只有拔节期和抽穗期根系分泌物浓度才达到刺激小列当萌发的浓度范围,在返青前和开花期后,该品种的刺激作用非常微弱。综合 5 个不同年代冬小麦品种根际土水浸提液原液刺激小列当发芽率之间的结果可以看出,20 世纪 70 年代的宁冬 1 号和 90 年代的小偃 22 号在四个生育期都存在较强的刺激小列当种子萌发的作用,而其余三个冬小麦品种只在个别生育期表现出刺激作用,其他时期的刺激作用非常微弱甚至很难检测出来。宁冬 1 号在抽穗期根际分泌物刺激小列当发芽率达到 42.8%,同时宁冬 1 号在整个生育期的根系

分泌物都能刺激小列当种子萌发，因此笔者推荐在小列当发生地连续种植宁冬1号小麦，可以降低小列当对农作物的危害。该种防除方法既生态环保、节省大量的人力物力，又可为列当科内其他属种杂草的防除提供参考，是一种新的生态型杂草防除法。

作为专性寄生植物，列当种子必须与寄主根的距离很近，而且必须在萌发后的数日内黏结到寄主根上，在没有适合的寄主生长的条件下的萌发将是“自杀”。由于植物种子的生命只有一次，萌发后不能寄生就会死亡，这种萌发又称为“自杀萌发”（Joel，2000）。在寄主植物不存在的情况下，利用其他能产生萌发刺激物质的植物或利用能够刺激列当种子萌发的诱导物质刺激种子萌发也可以达到“自杀发芽”的目的，这是一种很有应用前景的措施，既能减少或消灭寄生杂草列当的种子土壤库存，又能在寄生杂草出苗前进行防治，可以显著减轻寄生植物对寄主植物的危害（宋文坚等，2005b）。因此，任何能够刺激列当种子萌发的化学物质都具有防除列当属杂草的能力。

采用转基因的手段培育对除草剂有抗性的寄主作物品种，然后可以采用除草剂对列当进行防除。该方法首先需要培育寄主品种，但是转基因作物品种在很多国家的种植受到限制，而大量使用除草剂又会造成环境污染，再加上向日葵列当以种子传播，每株列当产生大量的种子，可以在土壤中存活15～20年（Skoric，1988），并在向日葵根部寄生，所以防治很困难，目前还没有防治效果好的除草剂（张义等，2006）。Hamamouch等人（2005）报道了采用基因工程的方法来提高烟草对分枝列当抗性的初步研究，需要指出的是，科学家们在过去的30年中虽然已经对上千种烟草品系进行了抗分枝列当（*O. aegyptiaca*）、大麻列当（*O. ramose*）和弯管列当（*O. cernua*）的研究，但几乎没有获得任何成功（Alonso，1998）。

向日葵列当（*Orobanche cumana* Wallr）是对向日葵危害严重的寄生杂草，受害严重的地块，株寄生率达72%～90%（程刚和杨勇刚，2006），是影响向日葵产量的非常重要的限制因素之一，对占世界向日葵种子产量50%的地中海地区、东欧和中国的向日葵生产造成严重的经济损失（Parker and Riches，1994；FAO，1999）。Sukno等人（2001）研究温度对向日葵列当寄生向日葵的影响时发现，在15～23℃之间时，列当侵染3个品系的向日葵，在15℃的条件下，列当出苗延迟，而在27℃的条件下影响了列当的寄生，研究指出温度在列当与寄主之间的关系中是一个比较复杂的因素。在适宜的温度条件下，主要的几种列当可以在2～3天内萌发。目前世界各国尚没有开发出针对寄生杂草向日葵列当有效的除草剂和有效的防除方法（Labrousse *et al.*，2001；Sauerborn *et al.*，2002）。

对于向日葵列当而言，苏联是世界上最早开展培育向日葵抗列当品种的国家，但是抗列当品种很快会由于列当的种内变异而失去作用（Echevarría－Zomeño *et al.*，2006）。在向日葵抗列当基因研究方面，科学家之间存在分歧，有些科学家认为抗性基因受单个主基因控制，但是Cuberof（1991）认为抗性基因是多基因共同作用的结果。Eizenberg等人（2003）研究表明向日葵对列当的抗性取决于温度，温度

越高列当发生越少并且死亡。对于危害其他作物如蚕豆、番茄、烟草的抗列当研究结果和向日葵相似,到目前为止世界各国均没有培育出抗性好而且持久的品种。

我国自 1979 年在吉林省首次发现向日葵列当以来(周宗璜等,1980),列当在向日葵产区不断蔓延。最新研究结果表明,向日葵列当在我国新疆、河北、北京、山西、内蒙古、黑龙江、吉林、陕西、青海和辽宁均有分布和造成危害(吴海容和强胜,2006)。目前山西省石楼县已大面积发生危害,并有不断扩大蔓延的趋势(王鹏冬等,2003)。向日葵被列当寄生后,植株生长缓慢,株高下降,茎变细,花盘变小,籽粒发瘪,产量和品质下降,如果列当在每株向日葵上寄生数量达到 51 株以上则基本无产量(任文义等,1992)。另外,河北蔚县已经发生烟草列当危害(任文义等,1992;王凤龙等,1998),新疆也报道有瓜列当(*O. aegyptaica*)和大麻列当(*O. romasa*)危害发生(阴知勤和周桂玲,1993)。我们研究组于 2006 年在陕西省安塞县境内发现有寄生于菊科蒿属(*Artemisia*)植物根上的列当(*Orobanche coerulescens* Steph.)(图 15.4),我国目前尚未发现有该列当危害的报道。





图 15.4 寄生于蒿属植物根上的列当

2. 药用寄生植物肉苁蓉和锁阳的开发利用

我国现有肉苁蓉属植物 4 种 1 变种,荒漠肉苁蓉(*Cistanche deserticola* Y. C. Ma)和管花肉苁蓉[*Cistanche tubulosa*(Schenk) Wigh]是我国的重要中药材,内含生物碱、黄酮类、苯乙基糖苷、环烯醚萜苷等多种活性成分,有很高的药用价值。经研究和临床应用证明,具有补肾、益精、润肠、提高人体免疫功能、抗衰老、抗疲劳等多种功能(金秀莲和苏玉珂,1993)。

荒漠肉苁蓉寄生于超旱生植物梭梭(*Haloxylon ammodendron* Bunge)根部,野生资源匮乏,已成为濒危植物(傅立国,1992),其寄生生长机理越来越受到研究者的重视。由于肉苁蓉重要的药用价值,我国是世界上开展对该植物研究最多的国

家，尽管如此，到目前为止，肉苁蓉人工种植中的关键技术没有取得突破性进展。从发表的文章和相关媒体的报道中可以看出，我国西部各省均有开展肉苁蓉人工种植的报道，但是还没有大面积栽培成功的范例，尤其是没有人工栽培成功的产量报道。原因之一是由于巨大的经济利益，大部分成功的研究不能按照正常的渠道进行推广，而传统的栽培方式需要大量的种子，而目前肉苁蓉的种子已经涨价到每千克2万~3万元，依靠传统的方式栽培，种子本身的价格已经足以使生产者望而生畏。

管花肉苁蓉寄生在红柳上，主产于我国新疆，资源比较丰富，为目前中药肉苁蓉的主要来源植物。自1959年首先在塔克拉玛干柽柳的根部发现后，管花肉苁蓉逐渐代替我国药典收载的正品荒漠肉苁蓉而成为全国肉苁蓉药材的主要来源植物。然而随着肉苁蓉需求量的急剧增长，其自然资源受到掠夺式的采挖，现已被列为我国濒危保护植物物种。

根寄生药用植物锁阳（*Cynomorium songaricum* Rupr.）是寄生于白刺属（*Nitraria* L.）植物根部的多年生植物，自然环境中锁阳种子萌发需要寄主根分泌物质的诱导。目前肉苁蓉和锁阳的萌芽刺激物质尚未取得突破性进展，尚没有天然植物分泌的物质被鉴定出来可以刺激萌发。而关于锁阳的研究更加缺乏，苏格尔等人（1995；1996）开展了寄生植物锁阳种子萌发抑制物质的研究。锁阳种子休眠的重要原因是其种子内存在抑制萌发物质和锁阳小坚果的坚硬果皮，根据种子萌发实验和对影响其种子休眠物质进行提取、分离纯化、TLC及HPLC分析结果，确认该抑制物存在于种皮中，并鉴定为脱落酸（ABA），在他们研究寄生药用植物锁阳种子的休眠原因及破除休眠的途径的研究中指出，剥去果皮后，在适宜的萌发条件下，白刺根部某种物质存在时，锁阳种子就能够很快萌发。白刺根粉丙酮提取液对锁阳种子的萌发率可高达87.5%，刺激萌发的最有效量为加入0.25 g/mL丙酮提取液16~20 mL为宜。白刺根粉丙酮提取液对锁阳种子萌发的刺激作用比乙醚提取液强得多，而白刺根部的萌发刺激物质到目前尚没有人分离、鉴定出来。

五、结语

根寄生植物根据人类的需求可以划分为杂草（独脚金、列当）和药用植物（肉苁蓉、锁阳）。由于其特殊的生活史给它们的防除（杂草）和人工种植带来很大的困难。对于药用植物而言，是如何找到能够刺激种子萌发的物质，提高发芽率和寄生率，从而利用有限的种子资源生产更多的药材，这方面的研究有待加强。对于属于杂草的根寄生植物而言，由于其危害主要发生在地下寄生阶段，而且每株寄生杂草可以产生大量的种子和在土壤中能够存活多年，有效防除的方法主要是如何能够消除土壤种子库，采用“自杀发芽”的防除是最理想的方法。

目前已经鉴定出的萌芽刺激物质由于在土壤中很快被降解或失去活性，探索一种既稳定又活性高的萌芽刺激物质一直是世界各国科学家追求的目标。尽管独脚金内酯（strigolactones）在寄主和非寄主植物中被鉴定出来，而且被证明是丛枝菌

根的分枝因子和抑制植物分枝的物质，并被认为是新的植物激素，但独脚金内酯在土壤中的不稳定和复杂的化学结构以及昂贵的合成费用使得这类化合物至今没有能够应用于生产实践。

寻找非寄主植物应该从何入手？不是所有的植物都分泌寄生植物种子发芽所需的活性物质，从中草药中寻找对寄生植物独脚金和列当的萌芽刺激物质是一个可行的途径。在独脚金和列当发生地区，如果将中草药的种植和消除寄生杂草土壤种子库的工作结合起来，可以获得一举两得的效果。由于中草药在长期进化过程中并没有和寄生杂草在相同的条件下生活，从它们的代谢产物中有可能获得完全与目前鉴定出的萌芽刺激物质全新结构的化合物，为开发天然无公害除草剂提供模式化合物。

参考文献

程刚，杨勇刚. 2006. 向日葵列当防治与研究. 农村科技，9：23-24.

董淑琦，马永清，税军峰，孙亚军. 2009. 不同历史时期冬小麦诱导小列当种子发芽的研究. 中国农业大学学报，14：59-63.

傅立国. 1992. 中国植物红皮书（第一卷）. 北京：科学出版社，502.

孔令晓，王连生，赵聚莹，等. 2006. 烟草及向日葵列当 *Orobanche cumana* 的发生及其生物防治. 植物病理学报，35：466-469.

金秀莲，苏玉珂. 1993. 肉苁蓉的药理学研究概况. 中草药，24：550-552.

李天然，许月英，戈建新，徐梅英. 1989. 肉苁蓉（*Cistanche deserticola* Ma）种子的萌发及与寄主梭梭（*Haloxylon ammodendron* Bunge）的关系. 内蒙古大学学报（自然科学版），20：395-399.

马永清，稻永忍，杉本幸裕，Babiker A. G. T. 2003. 从山豆根组培根中提取、分离独脚金属杂草发芽刺激物质的研究. 中国生态农业学报，1：1-5.

乔学义，王华磊，郭玉海. 2007. 一种刺激肉苁蓉种子萌发和吸器发育的方法. 植物学通报，24：521-525.

任文义，李毅，马洪锡，郭禄彬，等. 1992. 向日葵列当对向日葵主要经济性状的影响及防治方法研究. 河北农业大学学报，15：63-66.

盛晋华，翟志席，郭玉海. 2004. 荒漠肉苁蓉种子萌发与吸器形成的形态学研究. 中草药，35：1 047-1 049.

宋玉霞，马永清，牛东玲，郭生虎，郑国琦，马洪爱，李苗. 2008. 肉苁蓉（*Cistanche deserticola* Ma）寄生生长形态发育研究. 植物学通报，25：680-686.

宋文坚，曹栋栋，金宗来，周伟军. 2005a. 影响根寄生植物列当种子萌发因素的研究. 种子，24：44-47.

宋文坚，曹栋栋，金宗来，等. 2005b. 我国主要寄生杂草列当的寄主、危害及防除措施. 植物检疫，19：230-232.

苏格尔，李天然，于彦珠，征荣. 1995. 寄生植物锁阳种子萌发抑制物质的研究. 内蒙古大学学报（自然科学版）. 26：600-603.

苏格尔，李天然，刘基焕，包玉英，等. 1996. 寄生药用植物锁阳种子的休眠原因及破除休眠的途径的研究. 内蒙古大学学报（自然科学版），27：214-218.

王凤龙，王劲波，钱玉梅，等. 1998. 烟草上列当研究现状. 植保技术与推广，18：35-36.
王华磊，郭玉海，翟志席，陈庆亮，杨太新，张金霞. 2006. 氟啶酮对管花肉苁蓉种子萌发影响的研究. 中国中药杂志，31：1 638-1 639.
王鹏冬，杨新元，张学武，张捷，等. 2003. 山西省向日葵列当初报. 山西农业科学，31：75-77.
吴海容，强胜. 2006. 检疫杂草列当（*Orobanche* L.）. 杂草科学，2：58-60.
阴知勤，周桂玲. 1993. 新疆高等寄生植物（二）——列当科. 八一农学院学报，16：48-54.
于海燕，薛丽静，乔亚民，董白春，等. 2000. 吉林省向日葵新引种资源对列当抗性鉴定. 植物遗传资源科学，1：65.
张义，牛庆杰，孙敏，等. 2006. 向日葵列当遗传研究. 中国油料作物学报，28：125-128.
张泽溥. 2004. 我国农田杂草治理技术的发展. 植物保护，30：14-16.
赵渤. 2000. 药用植物栽培采收与加工. 北京：中国农业出版社，3-16.
郑占虎，董泽宏，余靖，等. 1997. 中药现代化研究与应用. 北京：学苑出版社，1 000-1 004.
周宗璜，张志橙，李玉. 1980. 吉林省发现向日葵列当初报. 吉林农业大学学报，2：20.
Alcántara E. , Morales-García M. , Diaz-Sánchez J. 2006. Effects of broomrape parasitism on sunflower plants: growth, development, and mineral nutrition. *Journal of Plant Nutrition*, 29: 1 199-1 206.
Akiyama K. , Matsuzaki K. , Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435: 824-827.
Awad A. A. , Sato D. , Kusumoto D. , Kamioka H. , Takeuchi Y. , Yoneyama K. 2006. Characterization of strigolactones, germination stimulants for the root parasitic plants *Striga* and *Orobanche*, produced by maize, millet and sorghum. *Plant Growth Regulation*, 48: 221-227.
Alcántara E. , Morales-García M. , Diaz-Sánchez J. 2006. Effects of broomrape parasitism on sunflower plants: growth, development, and mineral nutrition. *Journal of Plant Nutrition*, 29: 1 199-1 206.
Alonso L. C. 1998. Resistance to Orobanche and resistance breeding: a review//Wegmann K. , Musselman L. J. , Joel D. M. *Proceedings of the Fourth International Workshop on Orobanche*. Institute for Wheat and Sunflower. "Dobbroudja", Albena, Bulgaria, 233-257.
Babiker A. G. T. , Hamdoun A. M. , Rudwan A. , Mansi M. G. , Faki H. H. 1987. Influence of soil moisture on activity and persistence of the strigol analogue GR24. *Weed Research*, 27: 173-178.
Babiker A. G. T. , Butler L. G. , Ejeta G. , Woodson W. R. 1993. Enhancement of ethylene biosynthesis and germination by cytokinins and 1-aminocycpropane- 1-carboxylic acid in *Striga asiatica*. *Plant Physiology*, 89: 21-26.
Babiker A. G. T. , Hamdoun A. M. 1983. Factors affecting the activity of ethephon in stimulating seed germination of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. *Weed Research*, 23, 125-131.
Babiker A. G. T. , Hamdoun A. M. , Rudwan A. , Mansi N. G. , Faki H. H. 1987. Influence of soil moisture on activity and persistence of the strigol analogue GR24. *Weed Research*, 27: 173-178.
Babiker A. G. T. , Parker C. , Suttle J. C. 1992. Induction of *Striga* seed germination by thidiazuron. *Weed Research*, 32: 243-248.
Bebawi F. F. , Eplee R. E. , Harris C. E. , and Norris R. S. 1984. Longevity of witchweed (*Striga asiatica*) seed. *Weed Science*, 32: 494-497.
Bouwmeester H. J. , Matusova R. , Zhongkui S. , Beale, M. H. 2003. Secondary metabolic signaling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion of Plant Biology*, 6: 358-364.
Brooks D. W. , Bevinakatti H. S. , Powell D. R. 1985. The absolute structure of dextro strigol. *Journal of*

Organic Chemistry,50:3 779-3 781.

Butler L. G. 1995. Chemical communication between the parasitic weed *Striga* and its crop host. A new dimension in Allelopathy. *American Chemistry Society Symposia Series*,582:158-168.

Cook C. E. , Whichard L. P. , Turner B. , Wall M. E. , Egley G. H. 1966. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.) :isolation and properties of a potent stimulant. *Science*,154:1 189-1 190.

Cook C. E. ,Whichard L. P. ,Wall M. E. 1972. Germination stimulabts Ⅱ. The structure of strigol-a potent seed germination stimulants for witchweed(*Striga lutea* Lour.). *Journal of American Chemical Society*,94:6 198-6 199.

Cubero J. I. 1991. Breeding for resistance to *Orobanche* species: a review//Wegmann K. , Musselman L. *Proceedings*, *International Workshop on Orobanche Research*, *Obermarchtal*. Eberhard-Karls-Universität,Tübingen,257-277.

Echevarría-Zomeño S. ,Pérez-de-Luque A. ,Jorrín,J. ,Maldonado,A. M. 2006. Pre-haustorial resistance to broomrape(*Orobanche cumana*) in sunflower(*Helianthus annuus*) :cytochemical studies. *Journal of Experimental Botany*,57:4 189-4 200.

Egley G. H. ,Dale J. E. 1970. Ethylene,2-choroethylphosphonic acid,and witchweed germination. *Weed Science*,18:586-589.

Eizenberg H. , Plakhine D. , Hershenhorn J. , Kleifeld Y. , Rubin, B. 2003. Resistance to broomrape (*Orobanche* spp.) in sunflower(*Helianthus annuus* L.) is temperature dependent. *Journal of Experimental Botany*,54:1 305-1 311.

Eizenberg H. ,Shtienberg D. ,Silberbush M. , Ephrath J. E. 2005. A new method for in-situ monitoring of the underground development of *Orobanche cumana* in sunflower(*Helianthus annuus*) with a mini-rhizotron. *Annals of Botany*,96:1 137-1 140.

Eplee R. E. 1975. Ethylene:A witchweed seed germination stimulant. *Weed Science*,23:433-436.

FAO. 1999. *FAO production yearbook*. FAO,Rome,Italy.

Fischer N. H. , Weidenhamer J. D. , Bradow J. M. 1989. Dihydroparthenolide and other sesquiterpene lactones stimulate witchweed germination. *Phytochemistry*,28:2 315-2 317.

Fischer N. H. ,Weidenhamer J. D. ,Bradow J. M. 1990. Stimulation of witchweed germination by sesquiterpene lactones:A structure-activity study. *Phytochemistry*,28:2 479-2 483.

Galindo J. C. G. ,de Luque A. P. ,Jorrin,J. ,Macias,F. A. 2002. SAR studies of sesquiterpene lactones as *Orobanche cumana* seed germination stimulants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,50: 1 911-1 917.

Gomez-Roldan V. ,Fermas S. ,Brewer P. B. ,Puech-Pages V. ,Dun E. A. ,Pillot J. P. ,Letisse F. ,Matusova R. ,Danoun S. , Portais J. C. , Bouwmeester H. , Becard G. , Beveridge C. A. , Rameau C. , Rochange S. F. 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*,455:189-194.

Hamamouch N. ,Westwood J. H. ,Banner I. ,Cramer C. L. ,Gepstein S. ,Aly R. 2005. A peptide from insects protects transgenic tobacco from a parasitic weed. *Transgenic Research*,14:227-236.

Hauck C. ,Muller S. ,Schildknecht H. 1992. A germination stimulant for parasitic flowering plants from *Sorghum bicolor*,a genuine host plant. *Journal of Plant Physiology*,139:474-478.

Heather J. B. ,Mittal R. S. D. ,Sih C. J. 1976. Synthesis of the witchweed seed germination stimulant (plus or minus)-strigol. *Journal of American Chemical Society*,98:3 661-3 669.

Hsiao A. I. ,Worsham A. D. ,Moreland D. E. 1988. Effects of chemical often regarded as germination

stimulants on seed conditioning and germination of witchweed(*Striga asiatica*). *Annuals of Botany*, 62:17-24.

Joel D. M. ,Steffens J. C. ,Mathews D. E. 1995. Germination of weedy root parasites//Kigel J. ,Galili G. *Seed Development and Germination*. New York:Marcel Dekker,Inc. ,567-597.

Joel, D. M. 1991. Seed conditioning and its role in Orobanche seed germination: inhibition of paclobutrazol//Wegmannk. , Musselman L. *Preceedings of the international workshop on Orobanche research*,147-156.

Joel D. M. 2000. The long-term approach to parasitic weed control: manipulation of specific developmental mechanisms of the parasite. *Crop Protection*,19:753-758.

Joel D. M. ,Hershenhorn J. ,Eizenberg H. ,Aly R. ,Ejeta G. ,Rich P. J. ,Ransom J. K. ,Sauerborn J. , Rubiales D. 2007. Biology and management of weedy root parasites//Janick J. *Horticultural Reviews*. New York:John Wiley,267-350.

Johnson A. W. ,Rosebery D. ,Parker C. 1976. A novel approach to *Striga* and *Orobanche* control using synthetic germination stimulants. *Weed Research*,16:223-227.

Kuijt J. 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. Berkeley:University of California Press,346.

Labrousse P. , Arnaud M. C. , Serieys H. , Thalouarn P. 2001. Several mechanisms are involved in resistance of Helianthus to *Orobanche cumana* Wallr. *Annals of Botany*,88:859-868.

Laing E. 1984. *Striga hermonthica*: its adaptations and distribution in Ghana//Ayensu E. S. , Doggett H. ,Keyness R. D. *Striga Biology and Control*. Paris:ICSU Press,63-70.

Lins R. D. ,Colquhoun J. B. ,Mallory-smith C. A. 2006. Investigation of wheat as a trap crop for control of *Orobanche minor*. *Weed Reasearch*,46:313-318.

Linke K. H. ,Schnell H. ,Saxena M. C. 1991. Factors affecting the seed bank of *Orobanche crenata* in field under lentil based cropping systems in northern Syria//*Proceedings 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi,Cinnyt,Nairobi,321-327.

Linke,K. H. , Saxena, M. C. 1991. Towards an integrated control of *Orobanche* spp. in some legume crops//*Proceedings of International Workshop on Orobanche Research*. Eberhard-Karls-Universität, Tübingen,110-114.

Lins R. D. ,Colquhoun J. B. ,Mallory-Smith C. A. 2006. Investigation of wheat as a trap crop for control of *Orobanche minor*. *Weed Research*,46:313-318.

Logan,D. C. ,Stewart,G. R. 1995. Thidiazuron stimulates gemination and ethylene production in *Striga hermonthica*:Comparison with the effects of GR24,ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Seed Science Research*,5:99-108.

Losner-Goshen D. ,Joel D. M. ,Mayer A. M. ,Steffens J. C. 1991. Surface characteristics and internal structure of *Orobanche* seedlings//*Proceedings of 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi,Cimmyt,Nairobi,350-360.

Ma Y. Q. ,Babiker A. G. T. ,Ali I. A. ,Sugimoto Y. ,Inanaga S. 1996. *Striga hermonthica*(Del.) Benth. germination stimulants from *Menispermum dauricum* (DC.) root culture. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,44:3 355-3 359.

Ma Y. Q. ,Babiker A. G. T. ,Sugimoto Y. ,Inanaga S. 1998. Effect of medium composition on production of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. germination stimulant(s) by *Menispermum dauricum*(DC.) root culture. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,46:1 587-1 592.

Ma Y. Q. , Cheng J. M. , Inanaga S. , Shui J. F. 2004. Induction and inhibition of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. germination by extract of traditional Chinese medicinal herbs. *Agronomy Journal*, 96: 1 349-1 356.

Ma Y. Q. , Shui J. F. , Inanaga S. , Cheng J. M. 2005. Stimulatory effects of *Houttuynia cordata* Thunb. on seed germination of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. *Allelopathy Journal*, 15 :49-56.

Mallet A. I. 1973. Studies in the chemistry of the *Orobanche crenata* germination factor present in the roots of *Vicia faba* and other host plants//*Proceedings of Symposium on Parasitic Weeds*. European Weed Research Council, Wageningen, 89-97.

Matusova R. , Rani K. , Verstappen F. W. A. , Franssen M. C. R. , Beale M. H. , Bouwmeester H. J. 2005. The strigolactone germination stimulants of the parasitic *Striga* and *Orobanche* spp. are derived from the caroteniod pathway. *Plant Physiology*, 139 :920-934.

Matusova R. , van Mourik T. , Bouwmeester H. J. 2004. Changes in the sensitivity of parasitic weed seeds to germination stimulants. *Seed Science Research*, 14 :335-344.

Matsui M. , Bando M. , Kido Y. , Takeuchi K. , Mori K. 1999. Plant bioregulators, 2. Syntheses of(±)-and(+)-sorgolactone, the germination stimulant from *Sorghum bicolor*. *European Journal of Organic Chemistry*, 9 :2 183-2 194.

Matsui J. , Yokota T. , Bando M. , Takeuchi Y. , Mori K. 1999. Plant bioregulators, 4. Synthesis and structure of orobanchol, the germination stimulant for *Orobanche minor*. *European Journal of Organic Chemistry*, 9 :2 201-2 210.

Mori K. , Matsui J. , Yokota T. , Sakai H. , Bando M. , Takeuchi Y. 1999. Structure and synthesis of orobanchol, the germination stimulant for *Orobanche minor*. *Tetrahedron Letters*, 40 :943-946.

Mori K. , Matsui J. , Bando M. , Takeuchi Y. 1997. Synthesis of four racemic stereoisomers of sorgolactone. *Tetrahedron Letters*, 14 :2 507-2 510.

Musselman L. J. 1987. *Parasitic Weed in Agriculture*, Volume I, *Striga*. Boca Raton :CRC Press, 317.

Müller S. , Hauck C. , Schildknecht H. 1992. Germination stimulants produced by *Vigna unguiculata* Walp cv Saunders Upright. *Journal of Plant Growth Regulation*, 11 :77-84.

Parker C. , Hitchcock A. M. , and Ramaiah K. V. 1977. The germ ination of *Striga* species by crop root exudates techniques for selecting resistant crop cultivars//*Proceedings Asian-Pacific Weed Science Society 6th Conference*. Jakarta : Asian-Pacific Weed Science Society, 67.

Parker C. , Riches C. R. 1993. *Orobanche species: The Broomrapes Parasitic Weeds of the World Biology and Control*. CAB International, Wallingford, 111-164.

Parker C. 1994. The present state of the Orobanche problem//*Proceedings of the 3rd International Workshop Orobanche and Related Striga Research*. Amsterdam, The Netherlands: Royal Tropical Institute, 17-26.

Parker C. , Hitchcock A. M. , Ramaiah K. V. 1997. The germination of *Striga* species by crop root exudates; techniques for selecting resistant crop cultivars//*Proceedings Asian-Pacific Weed Science Society 6th Conference*. Asian-Pacific Weed Science Society, Jakarta, 67-74.

Pieterse A. H. , Pesch C. J. 1983. The witchweeds(*Striga* spp.) a review. *Tropical Agriculture*, 9 :9-37.

Raynal-Roques A. 1991. Diversification in the genus *Striga*//*Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi, Cimmyt, Nairobi, 251-261.

Ross K. C. , Colquhoun J. B. , Mallory-smith C. A. 2004. Small broomrape (*Orobanche minor*) germina-

tion and early development in response to plant specises. *Weed Science*,52:260-266.

Sauerborn J. ,Buschmann H. ,Ghiasi,K. G. ,Kogel K. H. 2002. Benzothiadiazole activities resistance in sunflower(*Helianthus annuus*) to the root parasitic weed *Orobanche cumana*. *Genetics and Resistance*, 92:59-64.

Saunders A. R. 1933. Studies in phanerogamic parasitism, with particular reference to *Striga lutea* Lour. South Africa Department of Agriculture. *Science Bulletin*,128:56.

Siame B. A. ,Weerasuriya Y. ,Wood K. ,Ejeta G. ,Butler L. G. 1993. Isolation of strigol, a germination stimulant for *Striga asiatica* from host plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 41: 1 486-1 491.

Skoric D. 1998. Sunflower breeding. *Journal of Edible Oil Industry*,25:40-47.

Slavov S. ,Valkov V. ,Batchvarova R. ,Atanassova S. ,Alexandrova M. ,Atanassov A. 2005. Chlorsulfuron resistant transgenic tobacco as a tool for broomrape control. *Transgenic Research*,13:273-278.

Sugimoto Y. ,Wigchert S. C. M. ,Thuring J. W. J. F. ,Zwanenburg B. 1998. Synthesis of all eight stereoisomers of the germination stimulant sorgolactone. *Journal of Organic Chemistry*,63:1 259-1 267.

Sugimoto Y. ,Wigchert S. C. M. ,Thuring J. W. J. F. ,Zwanenburg B. 1997. The first total synthesis of the naturally occurring germination stimulant sorgolactone. *Tetrahedron Letters*,38:2 321-2 324.

Sukuo S. , Fernández-Martínez J. M. , Melero-Vara J. M. 2001. Temperature effects on the disease reactions of sunflower to infection by *Orobanche cumana*. *Plant Disease*,85:553-556.

Tadano T. ,Tanaka A. 1980. The effect of low phosphate concentrations in culture medium on early growth of several crop plants. *Japanese Journal of Soil Science and Plant Nutrition*,51:399-404.

Umehara M. ,Hanada A. ,Yoshida S. ,Akiyama K. ,Arite T. ,Takeda-Kamiyal N. ,Magomel H. ,Kamiya Y. ,Shirasu K. ,Yoneyama K. ,Kyozuka J. ,Yamaguchi S. 2008. Inhibition of shoot branching by new erpenoid plant hormones. *Nature*,455:195-200.

Vail S. L. ,Eplee R. E. ,Norris R. S. 1990. Synthesis and testing of strigol and strigol analogues. Witchweed Research and Control in the United States//Eplee R. E. ,Westbrooks R. G. *Monograph 5*; *Weed Science Society of America*. Champaign IL,43-46.

Visser J. H. 1981. *South African Parasitic Flowering Plants*. Juta Capa Town,177.

Worsham A. D. ,Moreland D. E. ,Klingman G. C. 1959. Stimulation of *Striga asiatica*(Witchweed) seed germination by 6-substituted purines. *Science*, 130:1 654-1 656.

Xie X. ,Kusumoto D. ,Takeuchi Y. ,Yoneyama K. ,Yamada Y. ,Yoneyama K. 2007. 2′-epi-orobanchol and solanacol, two unique strigolactones, germination stimulants for root parasitic weeds, produced by tobacco. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 55:8 067-8 072.

Xie X. ,Yoneyama K. ,Kusumoto D. ,Yamada Y. ,Yokota T. ,Takeuchi Y. ,Yoneyama K. 2008a. Isolation and identification of alectrol as(+)-orobanchyl acetate, a novel germination stimulant for root parasitic plants. *Phytochemistry*, 69:427-431.

Xie X. ,Yoneyama K. ,Kusumoto D. ,Yamada Y. ,Takeuchi Y. ,Sugimoto Y. ,Yoneyama K. 2008b. Sorgomol, germination stimulant for root parasitic plants, produced by *Sorghum bicolor*. *Tetrahedron Letters*, 49:2 066-2 068.

Yasumoto T. ,Yumi O. ,Masaru U. 1995. Effects of brassinosteroids on conditioning and germination of clover broomrape(*Orobanche minor*) seeds. *Plant Growth Regulation*,16:153-160.

Yokota T. ,Sakai H. ,Okuno K. ,Yoneyama K. ,Takeuchi Y. 1998. Alectrol and orobanchol, germina-

tion stimulants for *Orobanche minor*, from its host red clover. *Phytochemistry*, 49: 1 967-1 973.

Yoneyama K., Takeuchi Y., Yokota T. 2001. Production of clover broomrape seed germination stimulants by red clover root requires nitrate but is inhibited by phosphate and ammonium. *Physiologia Plantarum*, 112: 25-30.

Yoneyama K., Yoneyama K., Takeuchi Y., Sekimoto H. 2007a. Phosphorus deficiency in red clover promotes exudation of orobanchol, the signal for mycorrhizal symbionts and germination stimulant for root parasites. *Planta*, 225: 1 031-1 038.

Yoneyama K., Xie X. N., Kusumoto D., Sekimoto H., Sugimoto Y., Takeuchi Y., Yoneyama K. 2007b. Nitrogen deficiency as well as phosphorus deifciency in sorghum promotes the production and exudation of 5-deoxystrigol, the host recognition signal for arbuscular mycorrhizal fungi and root parasites. *Planta*, 227: 125-132.

Yoneyama K., Takeuchi Y., Sato D., Sekimoto T. 2004. Determination and quantification of strigolactones//Joel D. M. *Proceedings of the 8th International Parasitic Weed Symposium*. International Parasitic Plant Society, Amsterdam, 9.

Yoneyama K., Xie X. N., Sekimoto H., Takeuchi Y., Ogasawara S., Akiyama K., Hayashi H., Yonayama K. 2008. Strigolactones, host recognition signals for root parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi, from Fabaceae plants. *New Phytologist*, 179: 484-494.

Yoshikawa F., Worsham A. D., Moreland D. E., Eplee R. E. 1978. Biochemical requirements for seed germination and shoot development of witchweed (*Striga asiatica*). *Weed Science*, 26, 119-122.

Zwanenburg B., Thuring J. W. J. F. 1997. Synthesis of strigolactones and analogues: A molecular approach to the witchweed problem. *Pure Applied Chemistry*, 69: 651-654.

第 16 章

植物次生代谢产物化学生态学

黎胜红[①]　罗倩[①]

摘　　要

在充满竞争的复杂生态系统中，许多植物之所以能够生存和繁荣，主要是因为它们能产生大量高度变化的、有利于其生存竞争的次生代谢产物，用来与其他生物间相互作用，从而在长期的进化过程中适应自然的选择，因此植物次生代谢产物的生态学功能正受到越来越多的关注。目前发现的植物次生代谢产物已超过 10 万种，包括生物碱、萜类和酚类等。大量的研究表明，植物次生代谢产物具有防御、吸引、通讯和防紫外线等多种生态学功能。近年来分子生物学的介入，使得越来越多的植物次生代谢产物的有趣的功能被发现和证实，其中还包括一些具有潜在应用价值的功能。本章围绕植物次生代谢产物的结构类型，综述生物碱类、萜类和酚类等次生代谢产物的主要生态学功能，概括植物次生代谢产物化学生态学最新动态与进展。

---

① 中国科学院昆明植物研究所植物化学与西部植物资源持续利用国家重点实验室，昆明 650204，E-mail：shh@mail.kib.ac.cn（黎胜红）

前言

植物一个很典型的特征就是能生物合成众多高度变化的次生代谢产物(secondary metabolites)。目前从植物中发现的次生代谢产物数量已经超过10万种,很多成分在植物体内具有相当高的含量(可达干重的1%~3%)。尽管人类在染料(如靛蓝)、香料(如香草醛、辣椒素、芥子油)、香气(如玫瑰油、薰衣草油)、兴奋剂(如咖啡因、尼古丁、麻黄碱)、迷幻剂(如吗啡、可卡因)、杀虫剂(如除虫菊酯、胡椒碱)、毒物(如毒芹碱、马钱子碱、乌头碱)及药物(如阿托品、奎宁、可待因)等方面利用植物次生代谢产物已有几千年的历史,但迄今为止绝大多数植物次生代谢产物的功能还是争论的焦点,它们在植物体内的生物合成也还是谜。植物次生代谢产物曾一度仅仅被当作初级代谢过程中所产生的"废物"(waste products),其实,植物的次生代谢产物并非是对植物没有用途的"废物",而是植物为应对复杂的自然环境和充满竞争的生态系统,为有利于自身的生存而产生的具有重要生态学功能的化学物质。因此,植物次生代谢产物的种类和功能的多样性是植物进化过程中自然选择的结果。

植物不同于动物,当受到"敌人"(包括细菌、病毒、真菌、线虫、植食性昆虫和动物等)的进攻时,它们不能简单地选择逃避,而往往是通过合成和释放次生代谢产物对逆境产生防御反应(defense response)。因此,防御功能是植物次生代谢产物的主要生态学功能。此外,有些植物利用次生代谢产物吸引昆虫和动物来进行传粉和传播种子,有些植物次生代谢产物具有防紫外线等功能。有些植物次生代谢产物还可以同时具有多重的生态学功能,例如花蜜中的次生代谢产物同时具有吸引传粉和防御微生物及盗蜜者的功能。当前,植物次生代谢产物的各种生态学功能(图16.1)已被广泛认可和研究利用(Wink,2006)。

随着现代分析化学方法和技术手段的发展,分离鉴定微克级甚至纳克级的植物次生代谢产物已不再是难题。过去从十几千克的植物样品中才能分离鉴定十余种化学成分,而现在只需要几克样品就能从中鉴定出上百种成分。因此,越来越多的植物次生代谢产物被发现和鉴定,很多次生代谢产物甚至具有新奇的结构骨架。例如,从红豆杉属(*Taxus*)植物中已发现400余种特有的结构类似的紫杉烷二萜化合物(Shi and Kiyota,2005);香茶菜属(*Isodon* = *Rabdosia*)植物富含高氧化度的对映-贝壳杉烷型二萜化合物,目前已从该属植物中发现此类化合物600余种(Sun *et al.*,2006);近年来从五味子科(Schisandraceae)植物中发现了系列新奇骨架、高氧化度的复杂降三萜类化合物100余种(Xiao *et al.*,2008);模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的次生代谢产物近十年来得到了科学家们的极大关注,目前从该植物中已发现了170多种化合物,其中包括36种特征的芥子油苷,该类化合物被普遍认为是植物对昆虫和病原体的防御成分(D'Auria and Gershenzen,2005)。

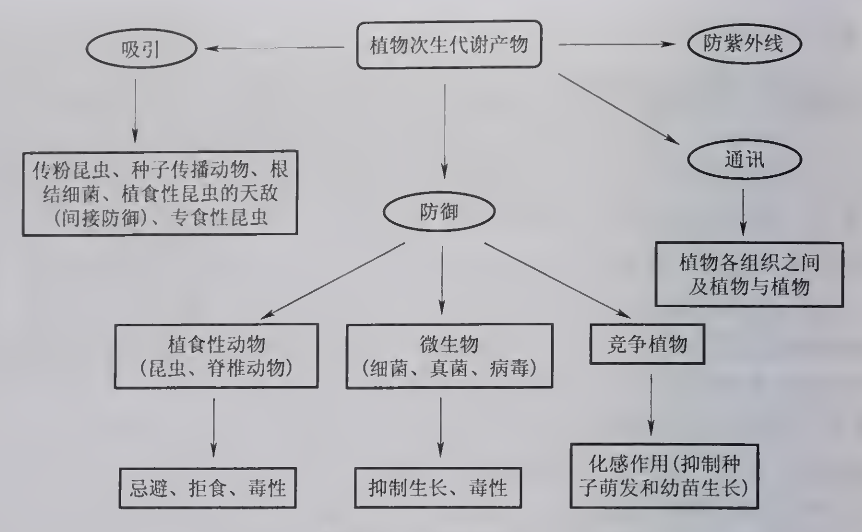


图 16.1　植物次生代谢产物的生态学功能

综上所述,对于植物究竟合成一些什么样的次生代谢产物这个问题,如今的研究水平已经可以做出比较准确的回答。然而,植物为什么要合成这么多变化多端的次生代谢产物?植物又是如何合成这些次生代谢产物的?植物合成这些次生代谢产物有什么时空特征?这些次生代谢产物的合成与植物进化之间有什么联系?植物是如何使用这些次生代谢产物的?目前绝大部分都属于未知。所有这些问题都与植物与植物及植物与其他生物之间的化学生态学关系密切相关。本章就目前发现的一些有趣的植物次生代谢产物的生态学功能,按照次生代谢产物的类型做一综述,以期推动植物次生代谢产物化学生态学的研究。

一、生物碱类代谢产物的生态学功能

生物碱是一类碱性的含氮原子的杂环化合物,具有丰富的结构和生物活性多样性。它是自然界中分布最为广泛的一类次生代谢产物,在动物、植物、微生物中都存在,目前已分离鉴定了 12 000 多种生物碱化合物。20% ~30% 的高等植物和一部分低等植物都含有生物碱,它们在植物中多为防御物质,用来抵御微生物、昆虫和动物的侵袭,在植物的新生芽、花、嫩叶和未成熟的果实等易被侵害的部位含量较高(Bennett and Wallsgrove,1994)。

目前已发现生物碱类次生代谢产物对昆虫具有毒杀、拒食、忌避、抑制生长发育、不育、引诱等多种生物活性。在选择性条件下,多食性昆虫倾向于选择没有或仅有少量生物碱的食物。专食性昆虫除了寄主植物外,也尽量避免大多数有毒物质。因此,在自然条件下,除了特殊的寡食性昆虫或一些抗性较强的多食性昆虫以外,其余昆虫通常不取食生物碱含量较高的植物。研究表明苦豆草(*Sophora alopecuroides*)、铁棒锤(*Aconitum szechenyianum*)中的生物碱对菜青虫(*Pieris rapae*)有较强的胃毒作用(刘锦霞等,2003)。魔芋(*Amorphophallus konjac*)中的生物碱对小菜

蛾(*Plutella xylostella*)产卵都有显著的驱避作用,对斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)幼虫具有较强的引诱、忌避和毒杀作用(龙德清和杨峰,2006)。但从协同进化的角度来看,一些昆虫能够忍受甚至打破寄主植物的化学防御,这些昆虫取食的生物碱可通过体内降解或排泄物直接排出体外(Szentesi and Wink,1991)。

senecionine(Ⅰ)　　triangularine(Ⅱ)　　moncrotaline(Ⅲ)

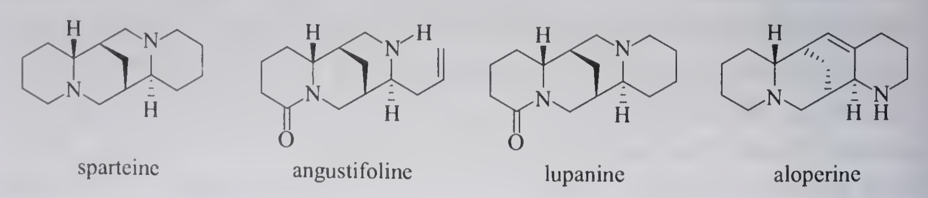
lycopsamine(Ⅳ)　　phalaenopsine(Ⅴ)　　intermedine

吡咯烷类生物碱(pyrrolizidine alkaloids,PA)是高等植物中一类重要的生物碱次生代谢产物。它的分布范围较窄,约95%的PA分布于菊科(Asteraceae)如千里光属(*Senecio*)和泽兰属(*Eupatorium*)、紫草科(Boraginaceae)、豆科(Leguminosae)和兰科(Orchidaceae)植物中。另外,在夹竹桃科(Apocynaceae)、卫矛科(Celastraceae)、檀香科(Santalaceae)、山榄科(Sapotaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)和旋花科(Convolvulaceae)植物中也偶见关于PA的报道(Hartmann and Witte,1995;Jenett - Siems *et al.*,1998)。该类生物碱结构变化多样,目前发现大约有360种,根据其结构特点可分为五大类型,即senecionine型(Ⅰ)、triangularine型(Ⅱ)、moncrotaline型(Ⅲ)、lycopsamine型(Ⅳ)和phalaenopsine型(Ⅴ),其中Ⅰ型化合物主要分布于千里光属植物中,Ⅱ型化合物主要分布于菊科和紫草科植物中,Ⅲ型化合物分布于豆科植物中,Ⅳ型化合物分布于泽兰属植物中,而Ⅴ型化合物分布于兰科植物中(Hartmann and Dierich,1998;Hartmann,1999)。

围绕着PA的生态学功能,科学家们做了大量的研究工作,发现了许多有趣的现象(Hartmann *et al.*,2003;Macel *et al.*,2005;Narberhaus *et al.*,2005;Hartmann and Ober,2008)。PA作为植物的防御性物质,能引起脊椎动物肝中毒(Mattocks *et al.*,1986),对大多数植食性昆虫有拒食效应,甚至能导致昆虫产生基因突变(Frei *et al.*,1992)。紫草科植物 *Anchusa strigosa* 中的PA对甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)和大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)有拒食作用(Siciliano *et al.*,2005)。但一些昆虫却能取食含有PA的植物,并将其贮存于体内,转化为自身的防御性物质或作为信

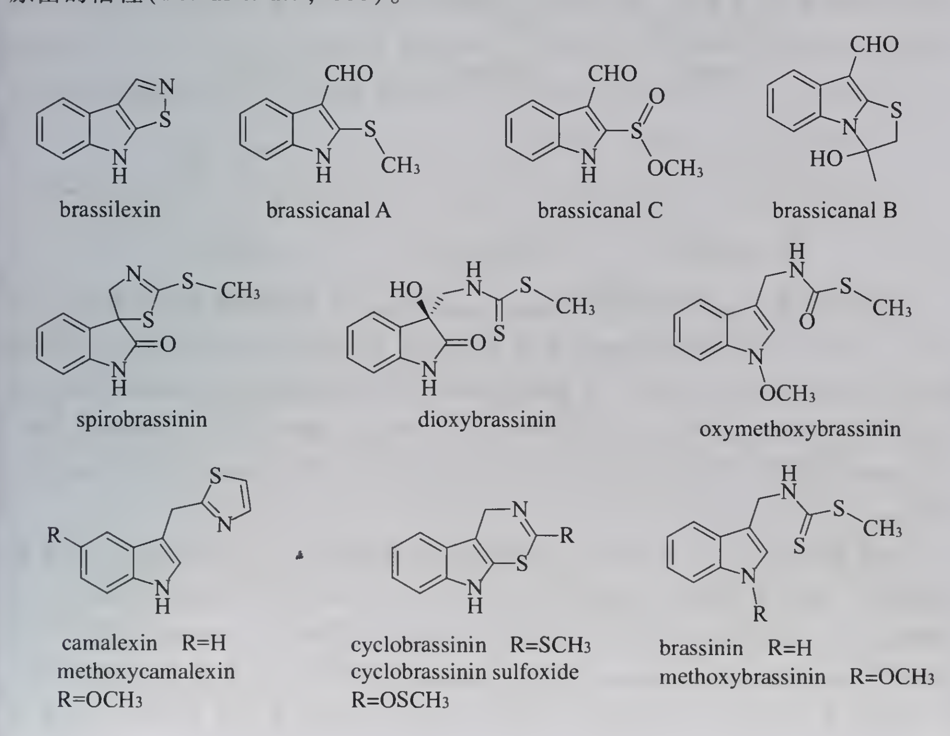
息素前体物质(Hartmann and Witte,1995)。其实,早在20世纪60—70年代,就已经发现欧洲红蛾(*Tyria jacobaeae*)取食并贮存PA,而且在*T. jacobaeae*整个发育阶段都能检测到该类物质(Aplin and Brich,1968; Rothschild *et al.*,1979)。雄性虎蛾(*Cosmosoma myrodora*)取食某些泽兰属植物如*Eupatorium capillifolium*而获得PA类生物碱lycopsamine和intermedine,一方面利用PA来防御蜘蛛的捕食,另一方面把它们作为"结婚礼物"送给雌蛾,使雌蛾获得保护。同时通过交配,雌雄两性均把PA转移到卵块中,而卵块则以PA作为化学防御物质获得保护,避免蜘蛛的捕食(Conner *et al.*,2000)。此外,PA类生物碱还可以通过食物链,成为另一种昆虫的防御物质。例如,蚜虫*Aphis jacobaeae*通过寄主植物获得PA,其天敌瓢虫*Coccinella septempunctata*取食蚜虫后就将PA据为已有(Harborne,1993)。还有一些昆虫还可以利用PA作为合成信息素的前体,如桑灰灯蛾(*Creatonotos transiens*)能把PA转变为hydroxydanaidal,通过雄性的味刷释放出来(Robinson and Rahman,2000)。蛱蝶科(Ithomiine)和成蝶科(Danaiine)昆虫也能将PA转变为信息素的前体(Raguso *et al.*,2003; Schulz *et al.*,2004)。

双稠哌啶类生物碱(quinolizidine alkaloids,QA)主要存在于豆科(Leguminosae)植物中(Ricker *et al.*,1999),约占目前从植物中分离鉴定的生物碱总数的2%(Wink,1987),对植物、病毒、真菌、细菌和松材线虫都具有活性(Adler and Kittelson,2004; Zhao,1999)。QA类化合物sparteine、angustifoline、lupanine、ormosanine和panamine为豆科植物*Ormosia arborea*的种子中的主要生物碱成分,实验证明该类化合物能够很有效地防止啮齿动物对植物种子的掠食,但又不影响植物种子的传播(Guimaraes *et al.*,2003)。苦豆碱(aloperine)、野靛碱(cytisine)、甲基野靛碱(*N*-methylcytisine)和臭豆碱(anagyrine)对松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)有杀灭活性,其中苦豆碱的活性最强(赵博光,1998)。cytisine对昆虫的乙酰胆碱酯酶、α-乙酸萘酯羧酸酯酶及酯酶同功酶的活性有影响(罗万春和李云寿,1997),从而对棉铃虫(*Heliothis zea*)的生长发育起抑制作用,使多数幼虫不能化蛹而死亡,或发育成畸形蛹和畸形成虫(Neal,1989)。一些昆虫也能贮存QA类化合物作为自身防御物质,两种蚜虫*Macrosiphum albifrons*和*Aphis genistae*取食大豆属植物获得QA,用于防御其天敌(Wink and Witte,1991)。QA在蚜虫体内的浓度低于其在植物体内的浓度,这点与PA在昆虫和植物体内的浓度关系恰恰相反(Pasteels,2007)。lupanine是羽扇豆属植物*Lupinus argenteus*中的生物碱化合物,它可由寄主植物中转移到寄生的先蒿属植物*Pedicularis racemosa*中作为防御成分(Stermitz and Pomperoy,1992)。



anagyrine　　cytisine　R=H　N-methylcytisine　R=CH_3　　panamine　　ormosanine

吲哚类生物碱 indole 和 3 - methylindole 是粪臭气味的主要成分，但它们也是天南星科（Araceae）植物开花释放的主要挥发性物质，虽然这些气味令人不适，却可吸引昆虫为其传粉。斑叶阿若母（*Arum maculatum*）、巫毒百合（*Sauromatum guttatum*）的花香中都含有吲哚类生物碱（Borg - Karlson *et al.*，1994；Kite，1995）。一些吲哚类生物碱是植物被微生物侵害时产生的植保素（phytoalexins），在健康植物体内检测不到这些物质（Giamoustaris and Mithen，1997）。十字花科（Cruciferae）植物被病原菌 *Phoma lingam*、*Fusarium oxysporum*、*Bipolaris leersiae* 侵染时，产生了一系列含硫的吲哚类生物碱 brassicanals A - C、brassilexin、spirobrassinin、oxymethoxybrassinin、dioxybrassinin、camalexin、methoxycamalexin、cyclobrassinin、cyclobrassinin sulfoxide、brassinin 和 methoxybrassinin（Monde *et al.*，1990；Pedras and Khan，1996；Rogers *et al.*，1996）。这些化合物在 100 μg/L 浓度时就已经显示出较强的抑制病原菌的活性（Pedras *et al.*，2000）。



烟草是一种重要经济作物，当植物受到损伤后会诱导合成大量的烟碱。烟草的这种重要防御物质主要在根部合成，随后通过维管系统运输到植株其他部位。野生型烟草 *Nicotiana sylvestris* 主要含有两种生物碱，即尼古丁（nicotine）和去甲尼古丁（nornicotine）。当烟草被昆虫取食后，植物体内生物碱的含量在 5 ~ 10 天内就升高 220%，而机械损伤则造成其生物碱含量升高 170%，略低于虫害所造成的升高量。事实上，烟草天蛾（*Manduca sexta*）取食叶片能使烟草中生物碱的含量急剧增加，达到原来的 4 倍甚至 10 倍（Baldwin，1999）。通过 RNAi 技术抑制野生烟草 *Nicotiana attenuata* 中尼古丁的合成（ >95% ）后，烟草天蛾的幼虫在选择性实验中更喜欢取食尼古丁含量低的转基因植物，而且与取食对照植物的幼虫相比生长得更快。当把转基因烟草种植到其原生境时，野外实验发现，与野生型烟草相比，转基因植物被昆虫侵袭的次数更多，且其被损伤的叶面积是野生型植物的三倍以上。该结果有力地证明了尼古丁在自然界中是一种很有效的植物防御物质，同时也突出了转基因技术对生态学研究的价值（Steppuhn *et al.*，2004）。此外，尼古丁还是野生烟草的花蜜和花气味中主要的具有驱避作用的化合物，在烟草花蜜中生物碱的含量为鲜重 0.106 μg/g（Sauerwein and Wink，1993）。Kessler 等运用上述 RNAi 技术的实验方法，证明尼古丁能够有效地减少植物被食花和盗蜜（Kessler and Baldwin，2007；Kessler *et al.*，2008）。

nicotine　nornicotine　coniine

γ-coniceine　conhydrinone　pinidinol

生长在北美的一种欧亚杂草 *Conium maculatum*，含大量的哌啶类生物碱 coniine、γ - coniceine 和 conhydrinone，对植食性毛虫 *Agonopterix alstroemeriana* 具有防御作用（Castells *et al.*，2005）。生物碱 pinidinol 可在先蒿属植物 *Pedicularis bracteosa* 与裸子植物 *Picea engelmanni* 之间传递。当 *P. bracteosa* 寄生于 *P. engelmanni* 上时，*P. bracteosa* 就获取了寄主植物体内的 pinidinol 转为己用（Schneider and Stermitz，1990）。

咖啡因（caffeine）和可可碱（theobromine）是咖啡树（*Coffea arabica*）中的重要防御成分。在幼嫩的组织中，高浓度的 caffeine 和 theobromine 起主要防御作用；在成熟组织中，这两种化合物的合成速率从 17 mg/d 下降到 0.6 mg/d，坚硬的外壳则接管了防御的重任（Harborne，2001）。Baumann 等研究了瓜拉那果实中的 caffeine 与鸟类取食的关系。实验证明，caffeine 在种子中的含量是其在种皮中含量的

3～5倍，会使鸟类中毒。在巨嘴鸟科（Ramphastidae）体内咖啡豆并不能释放 caffeine，这是因为完整的种皮有效地阻止了 caffeine 的扩散。但如果鸟类在取食过程中破坏了咖啡豆种皮，释放出的 caffeine 将会使鸟中毒（Baumann *et al.*，1995）。最近研究表明，caffeine 还能够刺激咖啡潜叶蛾（*Leucoptera coffeella*）在咖啡叶上产卵（Magalhaes *et al.*，2008）。

caffeine　　theobromine　　hyoscyamine　　quinine

hyoscyamine 是黄花曼陀罗（*Brugmansia aurea*）花蜜中常见的生物碱类毒素（Boswell *et al.*，1999）。一些生物碱在花蜜中的含量很大，例如在茄科植物 *Atropa belladonna* 花蜜中莨菪烷生物碱的含量达鲜重 273 μg/g（Detzel and Wink，1993）。金鸡纳（*Cinchona* spp.）树叶中的生物碱 quinine，对甜菜夜蛾（*Spodoptera exigua*）幼虫的生长发育有强烈的抑制作用（Aerts *et al.*，1992）。

辣椒素（capsaicinoids，如 capsaicin）是一类生物碱类化合物，是造成辣椒（*Capsicum chacoense*）辛辣味道的主要化学物质。在自然界中辣椒产生的辣椒素具有多态性，这种变化与辣椒种子的真菌病害率是直接相关的。实验证明，辣椒素可以保护辣椒种子不受 *Fusarium* 病原真菌的侵染。辣椒素作为辣椒的主要化学防御成分，可能是植物应对微生物病害选择的一种适应反应（Tewksbury *et al.*，2008）。

capsaicin　　DMDP　　calystegine A_3

3-acetylzygadenine　　bismorphine　　gelsemine

草食性昆虫不仅能以含有生物碱的植物为食，而且能贮存进食的生物碱（如 DMDP、3 - acetylzygadenine、calystegine A_3）并利用这些生物碱作为自身的防御物质（Hartmann and Witte，1995；Schneider and Stermitz，1990）。

罂粟（*Papaver somniferum*）中的镇痛活性成分 morphine，被报道在植物防御病原体过程中可能具有另外一种作用方式（Morimoto *et al.*，2001）。当植物受到损伤时，组成型的 morphine 被迅速代谢为 bismorphine，在细胞壁里积累并与果胶交联，使得它们不易被果胶酶水解。

生物碱 gelsemine 是多年生藤蔓植物金钩吻（*Gelsemium sempervirens*）用来阻止掠食者的防御次生代谢产物，但该化合物出现在花蜜里同时也有可能阻止传粉昆虫大黄蜂（*Bombus impatiens*）。然而，Gegear 通过实验发现，植物能够充分利用所处的生态环境最大限度地减小对传粉者的驱避作用，在防御的同时有效地进行有性繁殖（Gegear *et al.*，2007）。

ajaconine 是翠雀花（*Delphinium ajacis*）种子中的二萜生物碱，可以保护种子不受植食性动物侵害（Ulubelen *et al.*，1998）。从喜树（*Camptotheca acuminata*）中分离得到的喜树碱 camptothecin，对多种病原真菌（*Alternaria alternata*、*Epicoccum nigrum*、*Pestalotia guepinii*、*Drechslera* sp. 和 *Fusarium avenaceum*）的生长均有抑制作用（Li *et al.*，2005）。

ajaconine　　camptothecin

非蛋白氨基酸广泛分布于植物尤其是豆科（Leguminosae）植物的种子中（如 canavanine 和 L - dopa），可作为植物的防御物质，保护其不受病原菌和掠食者的伤害（Bell，2003）。在长期的进化过程中，有一种豆象 *Caryedes brasiliensis* 已经能克服 canavanine 毒性，将其转化为刀豆酸和尿素（Rosenthal and Janzen，1981）。研究表明，饲料中含有 0.05% 的 canavanine 就能使烟草天蛾（*Manduca sexta*）的蛹和成虫发育异常，影响其种群繁殖（Rosenthal，1998）。另一种非蛋白氨基酸 mimosine 对赤拟谷盗（*Tribolium castaneum*）的幼虫生长有强烈的抑制作用，是一种潜在的生长发育的调节物质。当食物中 mimosine 含量为 0.06% 时，就能抑制 70% 的一龄幼虫体重的增长；而当其含量为 0.08% 时，就能抑制几乎 100% 的一龄幼虫体重的增长。此外实验还发现，mimosine 抑制了体内海藻糖的活性，影响了能量的转化与供应（Ishaaya *et al.*，1991）。

canavanine　　L-dopa　　mimosine

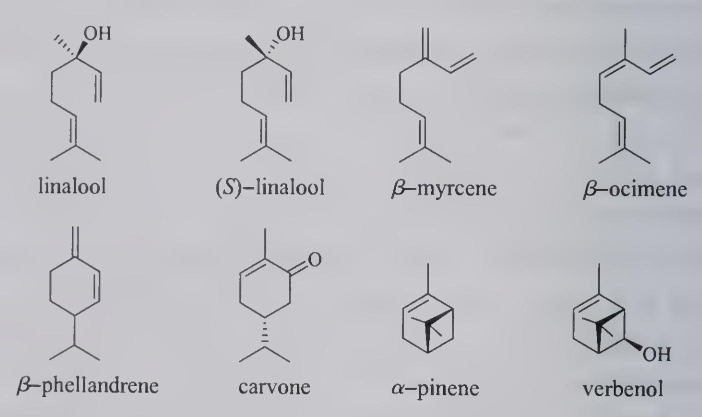
二、萜类代谢产物的生态学功能

萜类(terpenes)次生代谢产物已鉴定的有25 000多种,它们都是由五个碳原子前体异戊烯基二磷酸(IPP和DMAPP)衍生而来,基本结构单元都是异戊二烯(C_5)。两个异戊二烯聚合成单萜(C_{10}),三个异戊二烯聚合成倍半萜(C_{15}),四个异戊二烯聚合成二萜(C_{20}),依次是二倍半萜(C_{25})、三萜(C_{30})、四萜(C_{40})、多萜和杂萜。其中,单萜和倍半萜及其简单含氧衍生物是挥发油的主要成分,而二萜是形成树脂的主要成分,三萜则以皂苷的形式广泛存在。不同萜类化合物在植物体内的分布和生理生态功能不尽相同。挥发性成分是植物与植物相互作用的重要的信号物质(Baldwin *et al.*,2006)。许多萜类化合物对植食性动物有毒杀和阻止取食的效应,其中包括昆虫、软体动物、鸟类、食草动物等(Harborne,1999)。一些萜类化合物还可作为昆虫产卵驱避信息素(oviposition-deterring pheromones,ODPs),由产卵雌虫腺体分泌或存在于幼虫粪便中,用以调节产卵雌虫在寄主植物上的产卵及分布,如斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)的ODPs(Li and Ishikawa,2004)。

单萜类次生代谢产物对于大多数非寄主植物的昆虫都是有毒的,如蝗虫的人工饲料中只要含有干重0.01%的单萜,就能干扰蝗虫取食(Harborne and Dey,1997)。一种栎属植物(*Quercus ilex*)释放的单萜组分具有类似抵抗热胁迫的功能,而且异戊烯和单萜的合成以及保护作用与植物光呼吸具有一定的联系。可能在非光呼吸阶段,单萜和异戊烯帮助去除高温下产生的羟基基团和保护植物组织不被活性氧损伤(Penuelas and Llusia,2002)。单萜类化合物也是植物受伤后的化学通讯物质,对其邻近的同种或异种植物的生理生化产生影响,这些变化将影响到植食性昆虫的行为(娄永根和程家安,2000)。如受损伤的扭叶松(*Pinus contorta*)对小眼夜蛾(*Panolis flammea*)产卵的排斥作用,主要是由于受损植株中单萜组成的比例产生了变化(Turlings and Tumlinson,1991)。有些单萜化合物可能作为化感物质,例如,鼠尾草(*Salvia leucophylla*)和美国加州蒿(*Artemisia californica*)的挥发性单萜类成分有化感作用(Habermehl *et al.*,1997);唇形科植物 *Calamintha ashei* 和 *Conradina canescens* 中的单萜也能抑制周围植物的生长(Fischer *et al.*,1994)。

单萜化合物香樟醇(linalool)参与了植物的间接防御反应。玉米(*Zea mays*)被甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)取食后释放香樟醇等化合物用以吸引甜菜夜蛾的天敌黄蜂(*Cotesia marginiventris*),且释放化合物的速度也从1 ng/h增加到110 ng/h(Dickens *et al.*,1993)。同样,豆科植物(Leguminosae)也能释放香樟醇等化合物来吸引寄生昆虫 *Microplitis demolitor* 以抵御大豆尺蠖(*Pseudoplusia includens*)的取

食(Harborne,1997)。被豌豆蚜(*Acyrthosiphon pisum*)为害的蚕豆植株较未被为害的植株更吸引蚜茧蜂(*Aphidius ervi*),其中香樟醇是对雌性 *A. ervi* 引诱作用最强的化合物之一(Du *et al.*,1998)。香樟醇也是花香气中的重要组分,如二叶舌唇兰(*Platanthera chlorantha*)的花香气中香樟醇的含量为 50%,瑞香科植物(*Daphne mezereum*)的花香气中香樟醇的含量高达 95% (Knudsen *et al.*,1993; Pott *et al.*,2002)。伞形科植物(Umbelliferae)中的香樟醇能引诱黑尾凤蝶(*Papilio polyxenes*)取食(Saad *et al.*,1995)。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的单萜化合物(*S*)-香樟醇的含量通常很低,但过量表达该化合物的合成酶基因能够使植物产生和释放大量的(*S*)-香樟醇。与野生型拟南芥相比,转基因植物对蚜虫(*Myzus persicae*)具有明显的驱避作用(Aharoni *et al.*,2003)。当野生烟草(*Nicotiana attenuata*)受到烟草天蛾(*Manduca sexta* 或 *Manduca quinquemaculata*)进攻时,也会释放出香樟醇及一种倍半萜化合物 *cis*-α-bergamotene,用以吸引它们的天敌 *Geocoris pallens* 来取食虫卵及幼虫,从而起到间接防御的作用(Kessler and Baldwin,2001)。



单萜化合物香叶烯(myrcene)是被人们较早发现昆虫寄主气味物质对昆虫信息素有增效作用的化合物之一,早在 1969 年就在田间试验发现寄主松树(*Pinus ponderosa*)产生的香叶烯对西部松大小蠹(*Dendroctonus brevicomis*)的信息素具有明显的增效作用(Bedard *et al.*,1969; Moeck *et al.*,1981)。一些小蠹种类还能够将寄主中的单萜类化合物氧化为相应的单萜醇作为聚集信息素组分(Renwick *et al.*,1976; Fettig *et al.*,2006),云杉八齿小蠹(*Ips typographus*)能将其寄主挪威云杉(*Picea abies*)的单萜化合物 α-pinene 转化为其信息素组分 verbenol (Blomquist *et al.*,2003; Reddy and Guerrero,2004)。由于寄主单萜类化合物在高浓度时通常对小蠹虫有害(Dickens and Payne,1977; Byers,1981; Zausen *et al.*,2005),但被氧化后极性变大,毒性降低,更容易被排泄,且能被利用为化学通讯信号,推测这可能是小蠹虫长期进化的结果(Hughes,1975; Ivarsson *et al.*,1993; Ivarsson and Birgersson,1995)。

寄生型植物菟丝子(*Cuscuta pentagona*)可以利用单萜类化合物 β-香叶烯、

β - phellandrene和 α - pinene 作为信号物质来定位寄主植物。当有番茄(*Lycopersicon esculentum*)生长在旁边时,菟丝子幼苗的生长直接偏向番茄;凤仙花(*Impatiens wallerana*)和小麦(*Triticum aestivum*)也能诱导其长向;菟丝子幼苗还能分辨番茄和小麦,其生长明显偏向前者。这些行为都与寄主植物所释放的挥发性成分有密切的关系(Runyon *et al.*,2006)。

单萜化合物 β - 罗勒烯(β - ocimene)是一种植物化学通讯信号分子(Harborne,1993)。许多植物,如玉米、棉花、利毛豆、马铃薯、烟草、拟南芥、地中海松等受到节肢食草动物取食后,都会释放出 β - 罗勒烯这一化学物质(Bull *et al.*, 1984),表明 β - 罗勒烯是一种具有重要功能的植物挥发物组成成分。β - 罗勒烯也是紫茉莉(*Mirabilis jalaba*)花的挥发性物质,其“甜甜”的香味吸引了蛾类传粉者。植物释放出的 β - 罗勒烯的浓度在 18:00—20:00 达到最大值,这与蛾类昆虫傍晚活跃的习性正好相一致(Harrewijn *et al.*,1994)。

葛缕子(*Carum carvi*)种子中的一种单萜化合物 carvone,对蛞蝓(*Arion lusitanicus*)有拒食作用(Frank *et al.*,2002),而有趣的是,伞形科(Umbelliferae)植物所含的 carvone 却能够引诱黑尾凤蝶(*Papilio polyxenes*)取食(Baur *et al.*,1993)。单萜化合物 1,8 - cineole 是茄科植物 *Brugmansia candida* 的花香气中的组分,能吸引昆虫(Kite and Leon,1995)。芳香气味灌木中的 1,8 - cineole 还有化感功能,可以抑制周围草本植物的生长(Muller *et al.*,1964; Bhowmik and Inderjit,2003)。

除虫菊(*Pyrethrum cinerariifolium*)中有一类被叫做除虫菊酯(pyrethroids)的环丙烷单萜酯类化合物(如 cinerin Ⅰ),具有较强的杀虫活性,但对哺乳动物和鸟类的毒性很低,是一类很重要的植物源杀虫剂。除虫菊酯类化合物主要作用于昆虫神经膜上的电压依赖性钠离子通道蛋白从而破坏昆虫的神经系统(Soderlund,1995)。百花梓树(*Catalpa speciosa*)花蜜中含有环烯醚萜苷(catalpol),可以保护花蜜不受蚂蚁的吸食(Stephenson,1982)。aucubin 和环烯醚萜苷是车前科(Plantaginaceae)植物中常见的环烯醚萜苷,它们被高山蝴蝶(*Euphydryas cynthia*)取食后均能贮存于其体内,分别占昆虫干重的 0.53% 和 0.31% (Franke *et al.*,1986)。同样,叶甲属(*Longitarsus*)昆虫也能在体内贮存 aucubin 和环烯醚萜苷作为其防御物质(Willinger and Dobler,2001)。

1, 8–cineole　cinerin Ⅰ　catalpol　aucubin

从 *Conradina canescens* 中分离得到的单萜 borneol、myrtenol 和 carvone,都具有抑制其他植物种子萌发的作用(Fischer *et al.*,1994)。北加利福尼亚草原曾是由野燕麦(*Avena fatua*)和毛雀麦(*Bromus mollis*)构成的一年生草本植物群落,后来由

于生长在其周围的鼠尾草属(*Salvia*)灌木和蒿属(*Artemisia*)的叶中分泌出的单萜化合物樟脑(camphor)抑制了其他草本植物生长,进而逐渐代替了一年生草本群落(Kelsey *et al*. ,1978)。从 *Calamintha ashei* 中分离的 calaminthone 能够抑制 *Schizachyrium scoparium* 的种子萌发(Tanrisever *et al*. ,1988)。单萜化合物水溶性较差的性质常让科学家们对其化感作用产生质疑,对此 Weidenhamer 等指出,虽然单萜化合物水溶性较差,但其氧化物的水溶性已经足以让其发挥植物毒素效应(Weidenhamer *et al*. ,1993)。

OH AcO O O OH O

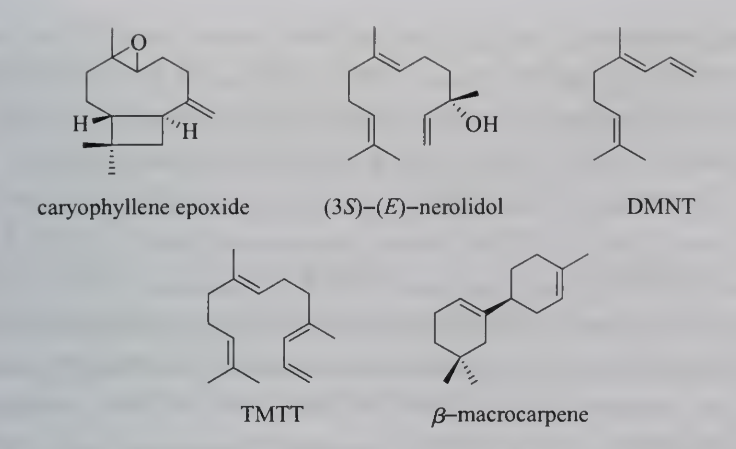
borneol　　camphor　　myrtenol　　calaminthone

倍半萜主要分布在植物界和微生物界,多以挥发油的形式存在,在植物中多以醇、酮、内酯或苷的形式存在,部分也有以生物碱的形式存在。倍半萜的浓度也随时节性变化较大,灌木 *Chrysothamnus nauseasus* 在夏季时叶中倍半萜(*E*) - β - 法尼烯、β - humulene、γ - muurolene 等的总含量达到干重 80 μg/g,而到了冬季倍半萜的含量则下降到 18 μg/g。有趣的是,这种灌木夏季不受动物伤害,冬季则被骆鹿(*Odocoileus nemionus*)大量取食(Halls *et al*. ,1994),这种现象与植物中倍半萜含量的变化相一致,充分说明了萜类化合物在该植物中的重要防御地位。倍半萜类化合物(*E*) - β - 法尼烯是一种蚜虫报警信息素,机械损伤玉米再用斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)的口腔分泌物处理后,会产生(*E*) - β - 法尼烯,该化合物是粟缢管蚜(*Rhopalosiphum maidis*)报警信息素的主要组分(Anderson *et al*. , 1993; Bruce *et al*. ,2005)。植物利用(*E*) - β - 法尼烯可以驱赶蚜虫以及吸引蚜虫的天敌(Gibson and Pickett,1983; Beale *et al*. ,2006),(*E*) - β - 法尼烯和 cis - α - bergamotene 也是玉米的间接防御成分(Schnee *et al*. ,2006)。

H H H H

(*E*)-β-法尼烯　　β-humulene　　γ-muurolene

cis-α-bergamotene　　(*E*)-β-caryophyllene



当玉米根被害虫 *Diabrotica virgifera virgifera* 的幼虫取食时，会释放倍半萜化合物（*E*）-β-caryophyllene 吸引线虫前来捕食昆虫幼虫（Rasmann *et al.*，2005）。β-caryophyllene和 caryophyllene epoxide 是青蒿（*Artemisia annua*）精油中的重要组分（Goel *et al.*，2007），这两种倍半萜化合物对于科罗拉多金花甲虫（*Leptinotarsa decemlineata*）和斜纹夜蛾（*Spodoptera litura*）具有强烈的拒食活性（Rodilla *et al.*，2008）。*Cameraria ohridella* 的幼虫取食欧洲七叶树（*Aesculus hippocastanum*）能诱导其精油中 β-caryophyllene 的含量增加（Johne *et al.*，2006）。

通过基因工程技术调控拟南芥的萜类代谢途径，可以使其产生倍半萜化合物（3*S*）-（*E*）-nerolidol 和一个 C_{11} 萜类化合物 4，8-dimethyl-1，3（*E*），7-nonatriene（DMNT），用以吸引捕食螨 *Phytoseiulus persimilis*，从而帮助植物防御取食昆虫（Kappers *et al.*，2005）。C_{16} 萜类化合物 4，8，12-trimethyltrideca-1，3，7，11-tetraene（TMTT）是一种能被植食性昆虫诱导的挥发性成分，很多植物包括玉米（*Zea mays*）、番茄（*Solanum lycopersicum*）、利毛豆（*Phaseolus lunatus*）、拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）等被取食后都会释放 TMTT，因此该化合物被认为具有吸引天敌的间接防御功能，其生物合成第一步的关键酶最近得以鉴定，为 TMTT 的生态学功能的深入研究铺平了道路（Herde *et al.*，2008）。玉米根部的两个能被虫害诱导的萜类合成酶基因 *TPS-6* 和 *TPS-11*，其主要产物为一个新颖结构的倍半萜 β-macrocarpene，该化合物的生物合成经历了一个罕见的以水分子为供体的 C-10 质子化过程（Kollner *et al.*，2008）。

棉花（*Gossypium hirsutum*）中含有 cadinane 倍半萜二聚体 gossypol，由于连接两个单体之间的碳-碳单键可以旋转，从而造成该化合物具有手性，因此天然的 gossypol 通常以一对对映体的形式存在，即（-）-gossypol 和（+）-gossypol。（-）-gossypol对动物和人的毒性及活性明显比（+）-gossypol 要强（Stipanovic *et al.*，2005）。然而，饲料摄食研究表明，（-）-gossypol 与（+）-gossypol 及外消旋体对普食性鳞翅类昆虫 *Helicoverpa zea* 具有相同的抑制作用。同样，（-）-gossypol 与（+）-gossypol 对棉花病原菌 *Rhizoctonia solani* 生长的抑制率也没有差别。

倍半萜内酯通常会干扰昆虫取食，菊苣中的 lactucin 对沙漠飞蝗（*Schistocerca gregaria*）有较强的拒食效应（Picman，1986）。parthenin 来源于外来入侵植物银胶菊（*Parthenium hysterophorus*），对赤拟谷盗（*Tribolium confusum*）有一定的毒性（Picman and Picman，1984）。germacrene B 是斑叶阿若母（*Arum maculatum*）花香中的重要组分，可吸引取食牛粪的鹰蠓（*Psychoda phalaenoides*）来达到传粉的目的（Knudsen *et al.*，1993）。茶杜香（*Ledum groenlandicum*）中的一个结构类似的倍半萜 germacrone 是雪兔（*Lepus americanus*）的拒食剂（Harborne，1989）。zingiberene 是马铃薯（*Solanum tuberosum*）和番茄（*Solanum lycopersicum*）挥发性物质中的组分，不但能阻碍害虫如马铃薯甲虫（*Leptinotarsa decemlineata*）和甜菜夜蛾（*Spodoptera exigua*）的取食（Breeden and Coates，1994；Eigenbrode *et al.*，1994），还能吸引 *L. decemlineata* 的天敌昆虫二点蝽（*Perillus bioculatus*）（Weissbecker *et al.*，2000）。很多植物能产生 drimane 型倍半萜，如 polygodial。该类化合物具有多种生物活性，其中包括很强的拒食和杀虫活性，能够阻止昆虫取食植物（Jansen and de Groot，2004）。菊科蒿属植物（*Artemisia annua*）的乙醇提取物对 *Epilachna paenulata* 和 *Spodoptera eridania* 幼虫具有较强的拒食活性，其中主要成分 artemisinin 显示出中等的拒食作用（Maggi *et al.*，2005）。日本八角（*Illicium anisatum*）中分离得到的 anisatin，具有强的神经毒性，可以调节 γ－氨基丁酸受体（Matsumoto and Fukuda，1982；Fukuyama *et al.*，2005）。

gossypol　　lactucin　　parthenin

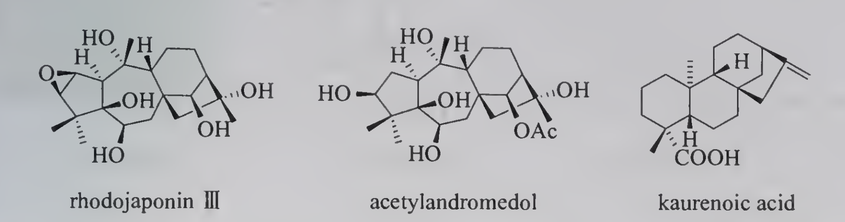
germacrene B　　germacrone　　zingiberene　　polygodial

artemisinin　　anisatin　　strigol

sorgolactone　　alectrol　　5-deoxystrigol

寄主作物根分泌的代谢产物 strigolactones(如:strigol、sorgolactone 和 alectrol)是一类由类胡萝卜素衍生而来的萜类化合物(Matusova *et al.*,2005),它们是独脚金(*Striga asiatica*)等根寄生杂草的种子萌发的促进剂(Humphrey *et al.*,2006)。目前已从玉米(*Zea mays*)、小米(*Setaria italica*)、豇豆(*Vigna unguiculata*)等多种作物的根中分离得到该类化合物,strigolactones 类化合物功能的研究对作物保护和杂草防治科学具有重要的意义(马永清和稻永忍,2003)。从百脉根(*Lotus japonicus*)的根分泌物中分离得到的一种 strigolactone 化合物 5 - deoxystrigol,能够诱导灌木菌根真菌 *Gigaspora margarita* 萌发孢子的菌丝体的分支,从而形成了能使植物获取更多营养物质的共生关系(Akiyama *et al.*,2005)。

很多杜鹃花科(Ericaceae)植物,如杜鹃花属(*Rhododendron*)、马醉木属(*Pieris*)、南烛属(*Lyonia*)、木藜芦属(*Leucothoe*)和山月桂属(*Kalmia*)均为有毒植物,这主要由于它们含有一类结构独特的木藜芦烷二萜化合物毒素,目前从自然界中发现该类化合物 100 余种。明代《本草纲目》记载了杜鹃花科羊踯躅(*Rhododendron molle*)的毒性:"花、根、叶有大毒。羊食其叶,踯躅而死,曾有人以其根入酒饮,遂至于死也",该植物的毒性由此可见一斑。羊踯躅中的主要有毒成分闹羊花素Ⅲ(rhodojaponin Ⅲ)对 *Leptinotarsa decemlineata* 和 *Spodoptera frugiperda* 的幼虫具有较强的拒食、抑制生长发育和杀虫活性(Klocke *et al.*,1991)。acetylandromedol 是杜鹃花科植物 *Rhododendron pontucum* 花蜜中的毒素,蜜蜂取食花蜜后将此毒素贮藏在蜂巢中(Simpson *et al.*,1977)。而 kaurenoic acid 分离于向日葵(*Helianthus annuus*)的花,可干扰向日葵蛾(*Homeosoma electellum*)取食(Harborne,1993)。



rhodojaponin Ⅲ　　acetylandromedol　　kaurenoic acid

通过 RNAi 技术来抑制野生烟草(*Nicotiana attenuata*)中二萜合成酶基因(GGPPs)的表达,从而减少该植物中二萜苷 17 - hydroxygeranyllinalool glycoside 的合成。结果发现,烟草天蛾(*Manduca sexta*)幼虫取食转基因植物与取食对照植物相比质量增加了 3 倍多,表明二萜苷类化合物为野生烟草(*N. attenuata*)的一类很

有效的直接防御成分(Jassbi *et al.* ,2008)。当受到烟草花叶病毒(TMV)感染和机械损伤时,烟草(*Nicotiana tabacum*)能产生一个半日花烷二萜化合物(11*E*,13*E*) - labda - 11,13 - diene - 8α,15 - diol,作为内源信号物质激活伤害诱导的蛋白激酶(WIPK)及水杨酸诱导的蛋白激酶,从而使植物产生防御反应(Seo *et al.* ,2003)。

17-hydroxygeranyllinalool glycoside

(11*E*, 13*E*)-labda-11, 13-diene-8α, 15-diol

momilactone A 和 B 是从水稻(*Oryza sativa*)种皮中分离得到的两种植保素(Kato *et al.* ,1973; Kato - Noguchi and Ino,2003),二者均有抑制稻瘟病菌(*Magnaporthe grisea*)生长的活性(Cartwright *et al.* ,1981)。实验证明,momilactone B 同时还具有化感作用,可抑制其他植物种子的发芽(Kato - Noguchi *et al.* ,2002)。Akatsuka 等从被 *M. grisea* 侵染的水稻叶中分离得到四种新的植保素 oryzalexin A ~ D(Akatsuka *et al.* ,1983; Kono *et al.* ,1985)。10 年以后,Koga 等又发现了第三组水稻植保素 phytocassane A ~ D,同时还发现该类植保素在抗稻瘟病品系中的积累水平高于敏感品系,充分证明了 phytocassane A ~ D 的抗菌作用(Koga *et al.* ,1995; Peters,2006)。

momilactone A

momilactone B

phytocassane B R=OH
phytocassane C R=H

phytocassane A

phytocassane D

oryzalexin A

oryzalexin B

oryzalexin C

oryzalexin D

红豆杉属(*Taxus*)植物中含有一些有毒紫杉烷二萜生物碱(Wilson *et al.*, 2001),即紫杉碱(taxines)。该类化合物主要为紫杉碱 A 和紫杉碱 B 及它们的一些衍生物,对牲畜毒性较大,大量误食会导致死亡。紫杉碱类化合物很有可能为红豆杉属植物的防御成分,但目前还缺乏最直接的证据。

紫杉碱 A　　　　紫杉碱 B

针叶类裸子植物的生命周期一般都比较长,这与它们成功的防御体系是分不开的,其中著名的防御物质是树脂油(oleoresin)。当针叶类植物受到机械损伤、树皮虫入侵、病原菌感染和茉莉酸甲酯诱导时,会很快分泌出大量的树脂油(图 16.2)。树脂油是由一系列不同类型的萜类化合物组成的复杂混合物,包括单萜(如 3 - carene)、倍半萜(如 β - caryophyllene)和二萜酸(如 abietic acid)(Phillips and Croteau,1999)。那么,针叶类植物受到外界进攻时为什么要合成如此复杂的萜类混合物,而不是其中一两种化合物?目前的解释是,这些萜类化合物在植物的防御过程中很可能是一种协同作用。树脂油中的单萜和倍半萜在常温下都是液体,易挥发,而二萜酸为固体,不易挥发,当植物受到进攻时,单萜和倍半萜可充当

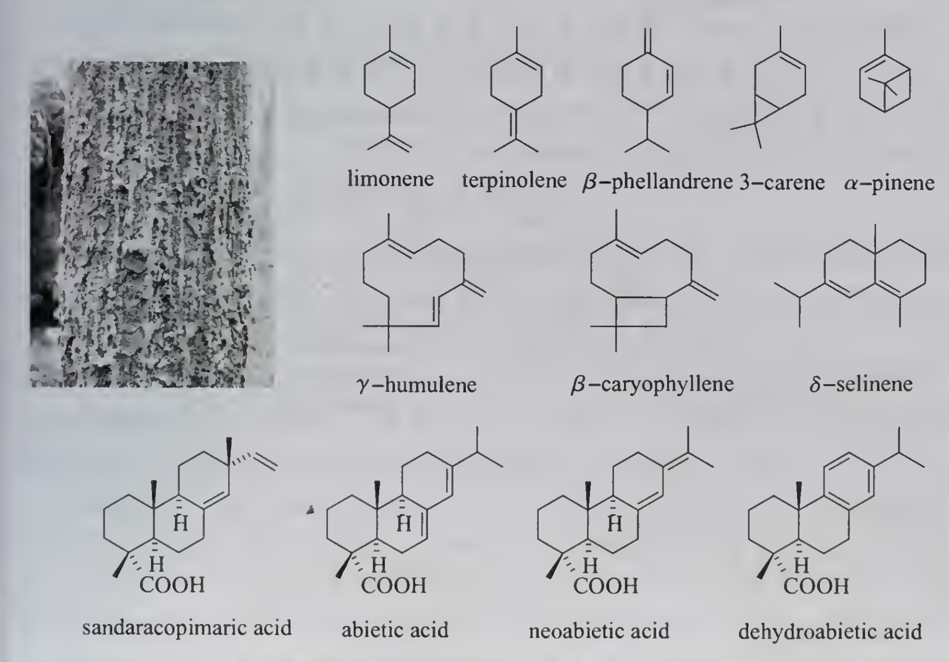


图 16.2　针叶类植物树脂油及其中的萜类化合物(照片由 Gershenzon J. 提供)

溶剂，使二萜酸能迅速从树脂管中分泌出来。二萜酸对植食性动物有拒食作用和毒性，在空气中还会被氧化形成聚合物，构成一道坚硬的屏障，从而把树皮的创伤部位密封住，在此过程中常常还能把入侵的昆虫黏住杀死。单萜和倍半萜对植食性动物也会有毒性，而且还能抑制真菌的生长，但在常温常压下很容易挥发掉。不过，有人认为二萜酸的存在能降低单萜和倍半萜从植物受伤部位的挥发（Gershenzon and Dudareva.，2007）。

楝科（Meliaceae）植物如印楝（*Azadirachta indica*）、苦楝（*Melia azedarach*）和川楝（*Melia toosendan*）在亚洲国家用于害虫的防治有着悠久的历史，其中的四降三萜类化合物是主要的杀虫和拒食活性物质。印楝素（azadirachtin）是目前公认的高活性昆虫拒食化合物（Mordue and Blackwell，1993），是最具开发潜力的植物杀虫剂之一。cucurbitacin B 是葫芦科植物中带有苦味的三萜化合物，对 *Cerotoma trifurcata*、*Leptinotarsa decemlineata* 和 *Trichoplusia ni* 有拒食作用，还能阻止 *Ostrinia nubilalis* 和 *Spodoptera exigua* 产卵（Tallamy *et al.*，1997）。

azadirachtin　　　　cucurbitacin B

燕麦（*Avena strigosa*）的根中含有三萜皂苷类化合物 avenacin A－1、A－2、B－1、B－2，由于其高含量及抗真菌活性可以保护植物避免微生物病原体的进攻。缺乏合成三萜皂苷的能力的突变体植物，对真菌 *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* 等病原体的抗性明显降低（Papadopoulou *et al.*，1999）。

avenacin A–1: R_1=OH, R_2=$NHCH_3$
avenacin A–2: R_1=OH, R_2=H
avenacin B–1: R_1=H, R_2=$NHCH_3$
avenacin B–2: R_1=R_2=H

soyasapogenol A　　　　calotropin

三萜化合物 soyasapogenol A 作为寄主和寄生植物之间的信息物质，同时存在于 *Lespedesa sericea* 和其寄主植物中（Chang and Lynn，1986）。强心苷类化合物如牛角瓜苷（calotropin）可转化为昆虫的防御物质。帝王蝶的幼虫通过取食马利筋（*Asclepias curassavica*）得到强心苷并贮存于体内，而成虫将其作为自身防御物质来避免鸟类和鼠类的捕食。植物必须含有 200～500 μg/g（鲜重）含量的强心苷才能满足帝王蝶生存的需要，如果低于此含量，幼虫就不能积累足够量的化合物用于防御。但是，强心苷浓度过高对幼虫的生理代谢也是不利的（Duffey，1970）。

维生素 E 类化合物 tocopherols 和 tocotrienols 是一些脂溶性的分子，在植物体内扮演着许多功能，是维持膜的完整性所必需的分子。这些化合物具有抗氧化和清除脂过氧自由基的活性，可以保护植物不受氧中毒，以及防止膜中脂过氧化反应的蔓延。α－tocopherol 主要存在于植物的绿色部位，而 tocotrienols 被发现主要存在于种子中。α－tocopherol 对植物细胞之间的信号传导可能具有影响，它还有可能具有调节植物体内活性氧（ROS）及植物激素（如 JA）的浓度的功能（Munne－Bosch and Alegre，2002）。

R_1 HO R_2 O CH_3

tocopherols

R_1 HO R_2 O CH_3

tocotrienols

α型：$R_1=R_2=CH_3$
β型：$R_1=CH_3$，$R_2=H$
γ型：$R_1=H$，$R_2=CH_3$
δ型：$R_1=R_2=H$

三、酚类代谢产物的生态学功能

植物合成大量的芳环上带有羟基的酚类次生代谢产物，目前从植物中发现的酚类化合物约有 10 000 种，包括简单酚类化合物（simple phenolics）、苯丙素（phenylpropanoids）、木质素（lignins）、黄酮类（flavonoids）、香豆素（coumarins）、二苯乙烯（stilbenes）、单宁（tannins）等。有些酚类化合物只溶于有机溶剂中，有些能溶于水中（如酚酸、酚苷），而有些二者都不溶（如木质素）。很多酚类次生代谢产物具有防御功能，有些化合物则具有较强的化感作用（Gershenzon，2002）。

黄酮类次生代谢产物是植物界中分布最广泛的一类酚类化合物，从苔藓植物到被子植物中都含有该类化合物（Adam，1999）。黄酮类化合物是形成植物花色的重要成分，此外在植物的各种器官和组织中都有不同含量的分布（Harborne，1999）。黄酮类化合物在植物自身进行正常的生理活动中具有多种重要的生物学功能，它们为花、果实和种子提供色素来吸引传粉者和种子传播者（Schijlen *et al.*，2004），或抵御病

菌、昆虫和一些草食动物的侵害（Dixon and Paiva，1995），减弱紫外辐射（Winkel - Shirley，2002），诱导植物根部与共生菌相互作用（Spaink *et al.*，1987），等等。

一些黄酮类化合物与豆科植物根部形成根瘤菌共生体有密切关系，如 7，4′- dihydroxyflavone 能诱导 *Rhizobium trifollii* 侵染三叶草，luteolin 能诱导 *R. meliloti* 侵染紫花苜蓿（*Medicago sativa*），eriodictyol 能诱导 *R. leguminosarum* 侵染豌豆（*Pisum sativum*）（Spaink *et al.*，1987）。目前研究较清楚的是根瘤菌（*R. leguminosarum*）与豌豆之间的共生关系，其中诱导节瘤基因表达的黄酮类化合物包括 apigenin、luteolin 和 apigenin 7 - glucoside 等。有趣的是，这些活性诱导物质中除了 apigenin 7 - glucoside 是糖苷外，其余都是以苷元的形式存在（Firmin *et al.*，1986）。黄酮类化合物 apigenin 能够促进 *Glomus* 和 *Gigaspora* 这两个属的灌木菌根真菌的生长，而其 C - 7 位苷化后则失去了活性（Scervino *et al.*，2006）。pinocembrin 由 *Populus trichocarpa* × *Populus deltoides* 叶腺体分泌，对赤锈病菌（*Melampsora medusae*）的生长有抑制活性（Johnson and Kim，2005）。

7,4'-dihydroxyflavone

apigenin

apigenin 7-glucoside

luteolin

eriodictyol

pinocembrin

(−)-catechin

(+)-catechin

rutin

8-prenyldihydro-kaempferol-7-glucoside

pelargonidin $R_1=R_2=H$
cyanidin $R_1=H$, $R_2=OH$
delphinidin $R_1=R_2=OH$
malvidin $R_1=R_2=OCH_3$

cyanidin 3-glucoside

柑橘属(*Citrus*)果树中的芸香苷(rutin)是一种昆虫产卵刺激剂,其葡萄糖的2-OH上连接一个木糖分子后就变成了昆虫产卵忌避剂(Nishida *et al.*,1990)。8-prenyldihydrokaempferol 7-glucoside 来源于黄柏(*Phellodendron amurense*),是一种针对柑橘凤蝶(*Papilio xuthus*)、蓝凤蝶(*P. protenor*)的产卵忌避剂(Honda and Hayashi,1995)。

Bais 等研究发现,美国西部的一种入侵植物矢车菊(*Centaurea maculosa*)的根能分泌一种植物毒素(-)-catechin,抑制本土物种的生长及种子萌发,是该植物成功入侵的"新颖武器"(Bais *et al.*,2003)。一种热带杂草 *Sesbania virgata* 的种子,在吸胀时能分泌大量(235 μg/粒)的(+)-catechin,对拟南芥及水稻的生长均有抑制作用(Simoes *et al.*,2008)。

花色素类化合物(如 cyanidin、delphinidin、pelargonidin 和 malvidin 等)广泛存在于植物的花、果、叶、茎等部位,是形成植物蓝、红、紫色的色素,用以吸引昆虫传粉或传播种子,还可以防止紫外线灼伤植物(Reddy *et al.*,2007)。花色素苷是一类存在于细胞液泡中的水溶性色素,具有吸光性,表现出红色、粉红、紫色、蓝色等颜色。不同动物对花色的偏好各不相同,比如鸟类偏向于红色的花,而蜜蜂则偏向于蓝色的花(Harborne,2001)。然而,一种普通的花青素苷 cyanidin 3-glucoside,在落花生(*Arachis hypogaea*)中有 0.07% 的含量就会引起 50% 的蚜虫 *Aphis craccivora* 产生拒食效应(Grayer *et al.*,1992)。

异黄酮常以植保素存在,与植物体的抗病能力有关。豌豆中的 pisatin,大豆中的 glyceollin Ⅰ和菜豆(*Phaseolus vulgaris*)中的 kievitone 都是由真菌诱导产生的植保素(Ingham,1990)。豆科植物内的某些异黄酮类化合物也是植物与根瘤菌之间的信号分子。如分离于豌豆根部的 prunetin 可吸引真菌 *Aphanomyces euteiches*(Morris and Ward,1992)。某些异黄酮是植物分泌的防御微生物的次生物质,如 luteone 和 wighteone,二者都来源于羽扇豆属(*Lupinus*)植物叶表和根部,能抑制病原菌的生长(Ingham *et al.*,1983)。鱼藤酮(rotenone)分布于豆科植物如毛鱼藤(*Derris elliptica*)的根部,是一种著名的植物性杀虫剂,同时对鱼有毒(周中振和游文玮,2008)。

H_3CO OH H O O O O

pisatin

HO O R OH O OH

wighteone R=H
luteone R=OH

H_3CO O OH O OH

prunetin

O O OH H O OH

glyceollin Ⅰ

kievitone　　　　rotenone

查尔酮类化合物能阻碍植物生长素上下方向的传递。通过比较拟南芥的野生种和突变种 *tt4* 生长状况时发现,由于 *tt4* 中编码查尔酮合成酶的基因发生突变,使得 *tt4* 种个体较为矮小,但产生更多的分枝和须根(Brown *et al.* ,2001)。

植物有色花蜜在植物分类学上几乎被完全忽略,其中的次生代谢产物是造成花蜜有颜色的主要原因,但它们的多重生态学功能一直是争论的焦点。Olesen 等首次报道了桔梗科植物风铃草(*Nesocodon mauritianus*)的红色花蜜,通过核磁共振氢谱分析鉴定了其中的红色素是一种 aurone 化合物(Olesen *et al.* ,1998),并通过实验发现,多达 2/3 的壁虎都会选择有色花蜜,而对无色的人造花蜜不感兴趣(Hansen *et al.* ,2006),表明有色花蜜可能对一些动物有着天生的吸引力。到目前为止至少有 15 科 20 属的 68 种植物的花蜜是有颜色的(Hansen *et al.* ,2007),然而有色花蜜与这些植物的进化之间究竟有什么关系,至今仍然是一个谜。有色花蜜中的次生代谢产物及其生态学功能研究将是今后化学生态学领域中的一个比较感兴趣的研究课题。

红色aurone

尽管树脂油是针叶类裸子植物最有效的防御体系,但有些昆虫还是能适应并克服这一防御体系,顺着树脂管进入植物体内,取食植物的韧皮部和形成层,并将病原菌携带到植物体内(图 16.3 上 1)。因此,针叶类植物为了有效地抵御这些特殊的入侵者,除了萜类化合物防御机制外,还形成了酚类化合物防御机制。一个很典型的例子就是挪威云杉(*Picea abies*),其树皮能产生大量的以二苯乙烯苷为主的酚类化合物(图 16.4)。当感染根腐菌(*Heterobasidion annosum*)后,二苯乙烯苷 astringin 和 isorhapontin 的含量明显降低(Lindberg *et al.* ,1992)。与敏感克隆体相比,抗性克隆体的韧皮部含有 taxifolin glycoside 及低含量的二苯乙烯苷类化合物,因此 taxifolin glycoside 可作为挪威云杉是否具有抗性的标识物,而高含量的二苯乙烯苷 piceid 和 isorhapontin 则表明该植物的易感性。当接种病原菌 *Ophiostoma polonicum*或 *Ceratocystis polonica* 后,catechin 的含量显著升高(Brignolas *et al.* ,

1995；1998）。通过茉莉酸甲酯诱导和病原菌 *Ceratocystis polonica* 感染挪威云杉的树皮，除了发现类似上述的实验结果以外，还发现植物产生了高达数十倍的二苯乙烯苷二聚体 piceasides A ~ H（Li *et al.*，2008）。那么，挪威云杉树皮中的这些酚类化合物及变化与树皮中各类细胞的防御之间有没有联系呢？研究发现，当树皮虫 *Dendroctonus micans* 取食挪威云杉树皮时，碰到石细胞（stone cells，图 16.3 上 2，3）即绕开，因此石细胞被认为是对昆虫和真菌的一道坚硬的组成型的防御体系（Wainhouse *et al.*，1990）。石细胞是松科裸子植物树皮中特有的一类细胞，该类细胞大量存在于树皮的韧皮部，高度木质化，具有不规则形状及较强的荧光。对挪威云杉的树皮进行低温切片，并用激光显微切割仪（laser microdissection）对其石细胞进行了分离和收集，应用超低温核磁共振（cryogenic NMR）和质谱（MS）的方法对其中的次生代谢产物进行了分析（图 16.5）。结果发现，挪威云杉中的石细胞与邻近其他细胞在组成上含有相同的小分子酚类化合物，即 astringin 和 dihydroxyquercetin 3′ – *O* – glucopyranoside，但含量上明显偏低，主要原因可能是由于细胞木质化后造成内部贮存次生代谢产物的空间减少。由于 astringin 和 dihydroxyquercetin 3′ – *O* – glucopyranoside 的异构体 taxifolin glycoside（二者有可能为同一化合物）已被报道与该植物的化学防御相关，因此挪威云杉树皮中的石细胞除了具有已发现的物理防御功能之外，也应具有化学防御功能，是一类具有双重防御功能的特殊细胞（Li *et al.*，2007）。挪威云杉树皮中还有另外一类非常有意思的特殊细胞叫多酚薄壁细胞（polyphenolic parenchyma cells 或 PP cells，图 16.3 下 1 ~ 3），该类细胞于 1998 年由 Franceschi 等发现（Franceschi *et al.*，1998）。这类细胞正常情况下每年生成 1 ~ 2 层，相互之间由数层筛胞（sieve cells）隔开，液泡中富集具有强自身荧光的、形状大小各异的多酚粒状体。当受到树皮虫（*Ips typographus*）进攻、病原菌 *Ceratocystis polonica* 和 *Heterobasidion annosum* 感染以及茉莉酸甲酯诱导时，PP 细胞能迅速启动其防御功能，主要表现为细胞体积肿大，液泡内多酚粒状体增多，及生成新的 PP 细胞（Franceschi *et al.*，2000；Krekling *et al.*，2004；Schmidt *et al.*，2005）。围绕着 PP 细胞的防御研究，已有系列相关论文发表（http://www.skogforsk.no/condef/ Publications.htm）。然而，PP 细胞中究竟含哪些酚类化合物，受到诱导后又发生了什么变化，这两个问题一直是研究针叶类裸子植物防御的科学家们非常关注的问题。最近的研究发现，PP 细胞不具有自身荧光，文献报道的 PP 细胞中的“荧光多酚粒状体”为人工产物。应用激光显微切割仪与超低温核磁共振相结合研究表明，PP 细胞中确实有较高含量的酚类化合物，但未发现缩合单宁类化合物（condensed tannins），当受到茉莉酸甲酯诱导和病原菌 *Ceratocystis polonica* 感染后，酚类化合物在组成和含量上均发生了明显的变化（黎胜红等，待发表结果），进一步的研究仍在进行之中。这些工作将为揭示松科裸子植物各类细胞的防御功能奠定良好的基础。

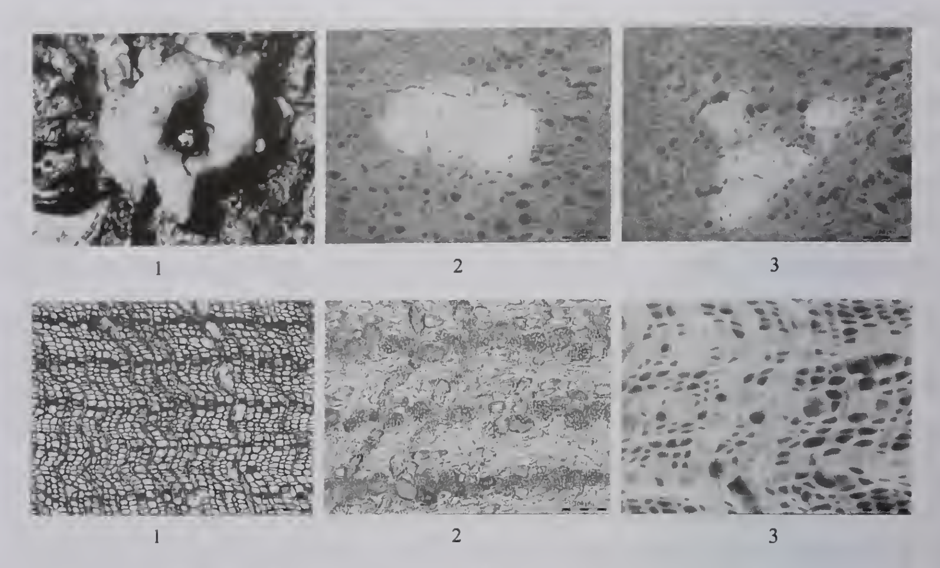


图 16.3　挪威云杉树皮中的两类具有防御功能的特殊细胞:石细胞(上 2,3)和多酚薄壁细胞(下 1～3)

上 1 显示部分树皮虫能克服该植物的树脂油防御体系(该照片由 Gershenzon J. 提供)

astringin	R=OH
isorhapontin	R=OCH_3
piceid	R=H

piceasides A,B	R=OH
piceasides C,D	R=OCH_3

piceasides E,F	R=OCH_3
piceasides G,H	R=OH

spruce tannins

catechin　　taxifolin-7-*O*-glycoside

dihydroxyquercetin-3'-*O*-glucopyranoside

图 16.4　挪威云杉树皮中的主要酚类化合物

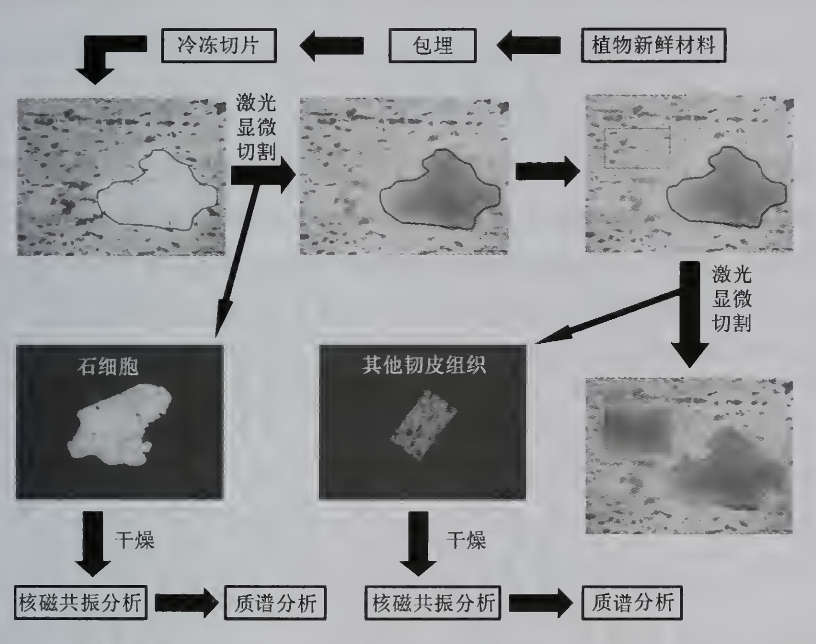


图 16.5　激光显微切割仪(laser microdissection)与超低温核磁共振(cryogenic NMR)和质谱(MS)的方法应用于细胞水平的植物次生代谢产物研究

呋喃香豆素被认为是伞形科(Umberlliferae)植物中普遍存在的一类防御性物质。欧洲防风草(*Pastinaca sativa*)的叶子中含有五种呋喃香豆素类化合物,当*P. sativa*被美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea*)取食后,其呋喃香豆素的含量比原来增加了215%,而机械损伤只能使呋喃香豆素的含量增加162%。在同一浓度下,呋喃香豆素的混合物对植食性动物的防御效果要比仅用花椒毒素(xinthotoxin)的防御效果好。而且呋喃香豆素类化合物还能延缓昆虫生长发育,如杂食性昆虫粉纹夜蛾

(*Trichoplusia ni*)取食 *Pastinaca sativa* 叶子后,生长发育速率减缓。用含有呋喃香豆素类化合物的人工饲料喂食 *T. ni* 也得到同样的实验结果(Berenbaum *et al.*, 1991)。呋喃香豆素对昆虫的毒性一方面与昆虫的脱毒效率相关,另一方面与化合物的结构相关。黑尾凤蝶(*Papilio polyxenes*)能在 1.5 h 内代谢食物中 95% 的 xanthotoxin 而存活,相反草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)对 xanthotoxin 代谢慢而中毒(Bull *et al.*,1984)。在昆虫体内,角形呋喃香豆素类化合物(如 isopsoralen)比线形呋喃香豆素(如 xanthotoxin)更难代谢,即使是以伞形花科植物为寄主的专食性昆虫也很难代谢角形香豆素类化合物(Bull *et al.*,1984; Harborne,2001)。呋喃香豆素对于哺乳动物也有毒性,如蹄兔(*Procavia capensis syriaca*)取食伞形科植物 *Pituranthos triradiata* 根后 20 h 内就死亡,其中呋喃香豆素只占植物干重的 0.6% ~1.7%(Harborne,1997)。简单香豆素伞形酮(umbelliferone)及其衍生物对细菌和真菌的生长有抑制作用(Jurd *et al.*,1971),同时它被飞蛾(*Yponomeuta mahalebellus*)取食后贮存于体内,可作为昆虫的防御物质(Fung and Herrebout,1987)。

xanthotoxin　　isopsoralen　　umbelliferone

许多简单结构的酚类化合物对植物防御植食性昆虫、哺乳动物和病原菌有重要的作用。来源于鄂报春(*Primula obconica*)的 miconidin 和 primin,对 *Heliothis armigera* 幼虫有拒食活性(Harborne,2001)。玉米(*Zea mays*)种子释放的阿魏酸(ferulic acid)在含量为 0.05 mg/g 时对玉米象甲(*Sitophilus zeamais*)有拒食作用(Harborne,2001)。水杨苷(salicin)在昆虫体能被转化为其自身的防御性物质,叶甲(*Chrysomela aenicollis*)从柳树(*Salix* spp.)中获取水杨苷,在体内经过一系列水解、氧化反应,生成相应的乙醛和水杨醛。后者为 *C. aenicollis* 防御分泌物中的主要成分(Pasteels *et al.*,1984)。甲基丁香酚(methyleugenol)对橘小实蝇(*Bactrocera dorsalis*)有吸引作用,还可被 *B. dorsalis* 转化为信息素(Nishida *et al.*, 1988)。methyleugenol 还是胡萝卜蝇(*Psila rosa*)的产卵刺激剂(Stadler and Buser,1984)。野生型落花生(*Arachis paraguaensis*)叶中的绿原酸(chlorogenic acid)类似物可以抑制斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)的生长(Stevenson *et al.*, 1993)。绿原酸还能干扰叶甲(*Lochmaea capreae cribrata*)的取食行为(Matsuda and Senbo,1986)。白桦(*Betula platyphylla*)中的 platyphylloside 在雪兔(*Lepus americanus*)体内经过多步代谢转变为 centrilobol,后者在动物肠内积累引起拒食反应(Sunnerheim - Sjoberg and Knutsson,1995)。同样,蜡杨(*Populus balsamifera*)叶中的 salicortin 在雪兔体内也被水解代谢为活性成分 6 - hydroxycyclohexenone(Reichardt *et al.*,1990)。

miconidin　　primin　　methyleugenol

salicin　　ferulic acid　　chlorogenic acid

platyphylloside　　centrilobol

salicortin　　6-hydroxycyclohexenone

有些酚类化合物对昆虫具有选择性毒性，例如 *Callosamia securifera* 是一种取食木兰(*Magnolia virginiana*)的寡食性蚕，其同属的 *C. angustifera* 和 *C. promethea* 是两种多食性蚕，用相同浓度的木脂素 magnolol 喂食这三种蚕后，结果 *C. securifera* 能存活，而另外两种蚕则被毒死(Johnson *et al.* ,1996)。

金丝桃属植物 *Hypericum calycinum* 的花在我们人类看来都是黄色的，而它所产生的紫外线谱，却很有可能被昆虫所看到。黄酮和脱芳烃异戊烯基化间苯三酚(DIPs)是这种花产生紫外线谱的两类主要色素，而后者首次被证明有此功能。研究发现，DIPs 类化合物在花粉囊和子房壁中的含量很高，表明该类化合物也具有防御功能，用以保护生殖器官免受草食动物的侵害。实验表明，从 *H. calycinum* 中分离得到的 DIPs 类化合物 hypercalin A，对毛虫 *Utetheisa ornatrix* 有拒食作用和毒性(Gronquist *et al.* ,2001)。

magnolol　　hypercalin A

除了前面提到的黄酮类化感物质外，很多植物的根部还能分泌具有较强化感作用的其他酚类次生代谢产物。例如黑胡桃（*Juglans nigra* L.）能产生一种萘醌类化合物胡桃醌（juglone），对许多草本和木本植物的生长均有抑制作用，但它明显不是种子萌发的抑制剂（Bertin *et al.*，2003）。高粱属（*Sorghum* spp.）植物产生的酚类化合物 sorgoleone，是一种有效的生物除草剂，用液体培养基筛选时在 10 μmol/L的低浓度下即对许多杂草产生抑制作用（Bertin *et al.*，2003）。禾本科植物（*Festuca rubra* L. ssp. *commutata*）的根分泌的一种非蛋白氨基酸 *m* – tyrosine，是一种水溶性的植物毒素，对很多竞争植物的生长均有抑制作用，活性明显比其异构体*o* – tyrosine和 *p* – tyrosine 要强（Bertin *et al.*，2007）。

juglone　　sorgoleone　　*m*-tyrosine

部分酚类化合物还有一些其他有趣的功能。例如，野生烟草（*Nicotiana attenuata*）花蜜和花气味中的 benzylacetone 是吸引传粉昆虫的主要成分（Kessler and Baldwin，2007；Kessler *et al.*，2008）。从植物和纤维素燃烧后的烟中鉴定的一种丁烯酸内酯化合物 3 – methyl – 2*H* – furo[2，3 – *c*]pyran – 2 – one（butenolide 1），能够促进 *Conostylis aculeata* 和 *Stylidium affine* 等植物的种子萌发（Flematti *et al.*，2004）。桑树（*Morus alba*）中的 moracin C 可以刺激桑螟（*Glyphodes pyloalis*）产卵（Matsuyama *et al.*，1991）。病原菌 *Verticillium dahliae* 能够诱导植物 *Malva sylvestris* 合成 malvone A（Veshkurova *et al.*，2006）。

benzylacetone　　butenolide 1　　moracin C　　malvone A

四、其他植物代谢产物的生态学功能

芥子油苷广泛存在于白花菜目（Capparales）植物中，是该类植物用于抵御草食动物的特有的一类化学防御物质，也是目前研究最为广泛的化学防御物质之一。该类化合物由氨基酸转变而来，带负电荷，富含硫元素。当植物受到机械损伤或被昆虫取食时，芥子油苷会被一种内源性的葡糖硫苷酶（也叫芥子酶，myrosinase）水解，生成一系列有毒或有忌避活性的化合物（图 16.6）（Halkier and Gershenzon，2006），从而抵御病虫的侵袭。因此，芥子油苷 – 芥子酶体系也被人们称为“芥子

炸弹”。为了防止过早的水解及自毒作用，芥子油苷和芥子酶分别贮存在不同的细胞或细胞区室中，但这些细胞或细胞区室应该相互很靠近，否则当植物受到进攻时，二者不容易相遇，从而不能有效地发生反应。目前认为，芥子酶主要定位于芥子细胞（myrosin cells）中（Bones and Iversen，1985），而芥子油苷在植物体内的细胞定位还不清楚。

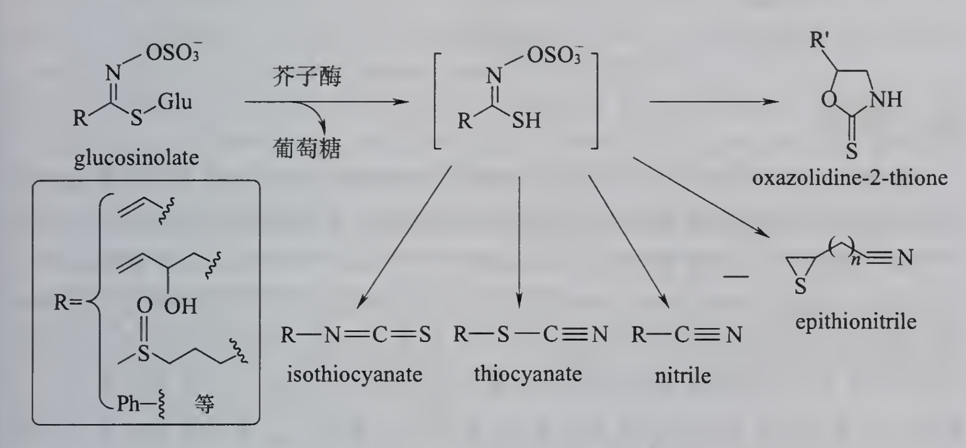


图 16.6　芥子油苷的主要水解产物

生氰糖苷（cyanogenetic glucoside）或氰苷是一类 α－羟基腈（α－hydroxynitrile）的葡萄糖苷，广泛分布于植物体中，2 500 多种植物（包括裸子植物、被子植物和蕨类植物）被发现均含有该类化合物。当植物的组织受到植食性动物或病原体的损伤时，生氰糖苷与 β－葡萄糖酶接触，被水解成 α－羟基腈，然后在 α－羟基腈裂解酶的作用下，生成酮/醛类化合物及有剧毒作用的氢氰酸（图 16.7），从而达到防御病虫的目的（Zagrobelny *et al.*，2004）。此外，由于生氰糖苷具有苦味（如 linamarin 和 lotaustralin），该类化合物对一些昆虫也具有拒食作用（Gleadow and Woodrow，2002）。Tattersall 等将生氰糖苷 dhurrin 的整条生物合成途径通过基因工程技术从 *Sorghum bicolor* 中转到了不含生氰糖苷的拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）中，发现转基因拟南芥能合成 dhurrin，从而对叶甲 *Phyllotreta nemorum* 具有抗性（Tattersall *et al.*，2001）。该研究表明生氰糖苷能够提高植物的抗性，研究方法对无生氰糖苷农作物的害虫防治可能很有用。

R_2—C(R_1)(O—Glu)—C≡N —β－葡萄糖酶（－葡萄糖）→ R_2—C(R_1)(OH)—C≡N —α－羟基腈裂解酶→ R_1—CO—R_2 + H—C≡N

cyanogenetic glucoside　　α–hydroxynitrile

图 16.7　生氰糖苷的代谢过程

linamarin　　lotaustralin　　dhurrin

五、结语

植物所处的环境复杂多变，因此，植物产生高度变化的次生代谢产物来适应相应的环境变化，从而导致很多次生代谢产物的合成都是暂时性的、偶然性的。而另一方面，植物为了减小能量消耗，其合成的次生代谢产物可能具有多重生态学功能，尽最大可能让自然选择所保留下来。因此，每种植物次生代谢产物在自然界中都可能具有自己独特的优势，都没有单一的、普遍的功能。随着植物化学的迅猛发展，到目前为止从植物中发现的次生代谢产物已超过十万种。尽管绝大部分化合物在自然界中的生态学功能还属于未知，但该研究领域一直是国际化学生态学的研究热点。由于国内外研究学者对该领域的高度关注和重视，越来越多的植物次生代谢产物（特别是一些挥发性萜类化合物）的重要功能正在被发现和证实，许多功能还有潜在的应用价值。尤其是近年来现代分子生物学的介入，通过基因沉默和过表达等技术来调控植物体的次生代谢产物的合成量甚至部分地改变植物的代谢图谱，然后进一步研究植物与其他生物体之间的生态相互作用关系，可以为揭示次生代谢产物的生态学功能提供更有力的证据。最近几年将激光显微切割运用于植物学的研究，更是将细胞的功能研究与次生代谢产物的功能研究有机地结合了起来。

植物次生代谢产物的生态学功能是一个较为复杂的科学问题，涉及学科较多，工作难度较大，需要多学科领域的密切交叉与合作，才有可能取得突破性的进展。近年，越来越多的不同领域的科学家们（包括化学生态学家、植物化学家、分子生物学家、植物生理学家、昆虫学家及微生物学家等）正逐渐参与到这个研究队伍中来。相信通过大家的努力，会有更多植物次生代谢的新颖功能被发现并展示出来，一些次生代谢产物的功能可望在未来几年里得到实质性地应用，植物次生代谢产物化学生态学一定会有一个更加灿烂的明天。

参考文献

刘锦霞，张锐，晁开. 2003. 苦豆子，铁棒锤生物碱对菜青虫的毒力测定. 甘肃科学学报，15：38-41.

龙德清，杨峰. 2006. 魔芋生物碱的开发应用. 食品研究与开发，27：101-104.

娄永根，程家安. 2000. 虫害诱导的植物挥发物：基本特性，生态学功能及释放机制. 生态学报，20：1 097-1 106.

罗万春,李云寿. 1997. 几种苦豆子生物碱对小菜蛾部分生理指标的影响. 昆虫知识,34:212-215.
马永清,稻永忍. 2003. 从山豆根组培根中提取分离独脚金属杂草发芽刺激物质的研究. 中国生态农业学报,11:1-5.
赵博光. 1998. 双稠哌啶类生物碱分子结构与杀线活性间关系. 林业科学,34:61-68.
周中振,游文玮. 2008. 鱼藤酮类衍生物的研究进展. 有机化学,28:1 849-1 856.
Adam K. P. 1999. Phenolic constituents of the fern *Phegopteris connectilis*. *Phytochemistry*,52:929-934.
Adler L. S. ,Kittelson P. M. 2004. Variation in *Lupinus arboreus* alkaloid profiles and relationships with multiple herbivores. *Biochemical Systematics and Ecology*,32:371-390.
Aerts R. J. ,Stoker A. ,Beishuizen M. ,Jaarsma I. ,Vandeheuvel M. ,Vandermeijden E. ,Verpoorte R. 1992. Detrimental effects of *Cinchona* leaf alkaloids on larvae of the polyphagous insect *Spodoptera exigua*. *Journal of Chemical Ecology*,18:1 955-1 964.
Aharoni A. ,Giri A. P. ,Deuerlein S. ,Griepink F. ,de Kogel W. J. ,Verstappen F. W. A. ,Verhoeven H. A. ,Jongsma M. A. ,Schwab W. ,Bouwmeester H. J. 2003. Terpenoid metabolism in wild-type and transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant Cell*,15:2 866-2 884.
Akatsuka T. ,Kodama O. ,Kato H. ,Kono Y. ,Takeuchi S. 1983. Short communication 3-hydroxy-7-oxo-sandaracopimaradiene(Oryzalexin A),a new phytoalexin isolated from rice blast leaves. *Agricultural and Biological Chemistry*,47:445-447.
Akiyama K. ,Matsuzaki K. ,Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*,435:824-827.
Anderson P. ,Hilker M. ,Hansson B. S. ,Bombosch S. ,Klein B. ,Schildknecht H. 1993. Oviposition deterring components in larval frass of *Spodoptera litura* (Lepidoptera:Noctuidae):A behavioural and electrophysiological evaluation. *Journal of Insect Physiology*,39:129-137.
Aplin R. T. ,Birch M. C. 1968. Pheromones from the abdominal brushes of male Noctuid Lepidoptera. *Nature*,217:1 167-1 168.
Bais H. P. ,Vepachedu R. ,Gilroy S. ,Callaway R. M. ,Vivanco J. M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion:From molecules and genes to species interactions. *Science*,301:1 377-1 380.
Baldwin I. T. 1999. Functional interactions in the use of direct and indirect defences in native *Nicotiana* plants. *Novartis Foundation Sympsium*,223:74-87.
Baldwin I. T. ,Halitschke R. ,Paschold A. ,von Dahl C. C. ,Preston C. A. 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions:"Talking trees" in the genomics era. *Science*,311:812-815.
Baumann T. W. ,Schulthess B. H. ,Hanni K. 1995. Guarana (*Paullinia cupana*) rewards seed dispersers without intoxicating them by caffeine. *Phytochemistry*,39:1 063-1 070.
Baur R. ,Feeny P. ,Stadler E. 1993. Oviposition stimulants for the black swallowtail butterfly:Identification of electrophysiologically active compounds in carrot volatiles. *Journal of Chemical Ecology*,19:919-937.
Beale M. H. ,Birkett M. A. ,Bruce T. J. A. ,Chamberlain K. ,Field L. M. ,Huttly A. K. ,Martin J. L. ,Parker R. ,Phillips A. L. ,Pickett J. A. ,Prosser I. M. ,Shewry P. R. ,Smart L. E. ,Wadhams L. J. ,Woodcock C. M. ,Zhang Y. H. 2006. Aphid alarm pheromone produced by transgenic plants affects aphid and parasitoid behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,103:10 509-10 513.
Bedard W. D. ,Tilden P. E. ,Wood D. L. ,Silverst. Rm,Brownlee R. G. ,Rodin J. O. 1969. Western

pine beetles: field response to its sex pheromones and a synergistic host terpene myrcene. *Science*, 164:1 284-1 285.

Bell E. A. 2003. Nonprotein amino acids of plants: Significance in medicine, nutrition, and agriculture. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51:2 854-2 865.

Bennett R. N., Wallsgrove R. M. 1994. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytologist*, 127:617-633.

Berenbaum M. R., Nitao J. K., Zangerl A. R. 1991. Adaptive significance of furanocoumarin diversity in *Pastinaca sativa* (Apiaceae). *Journal of Chemical Ecology*, 17:207-215.

Bertin C., Weston L. A., Huang T., Jander G., Owens T., Meinwald J., Schroeder F. C. 2007. Grass roots chemistry: meta-tyrosine, an herbicidal nonprotein amino acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104:16 964-16 969.

Bertin C., Yang X. H., Weston L. A. 2003. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 256:67-83.

Bhowmik P. C., Inderjit. 2003. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Crop Protection*, 22:661-671.

Blomquist G. J., Vogt R. G., Gary B., Richard V. 2003. Biosynthesis and detection of pheromones and plant volatiles——introduction and overview//Blomquist G. J., Vogt R. G. *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology*. San Diego, USA: Academic Press, 3-18.

Bones A., Iversen T. H. 1985. Myrosin cells and myrosinase. *Israel Journal of Botany*, 34:351-376.

Borg-Karlson A. K., Englund F. O., Unelius C. R. 1994. Dimethyl oligosulphides, major volatiles released from *Sauromatum guttatum* and *Phallus impudicus*. *Phytochemistry*, 35:321-323.

Boswell H. D., Draer B., Eagles J., McClintock C., Parr A., Portsteffen A., Robins D. J., Robins R. J., Walton N. J., Wong C. 1999. Metabolism of N-alkyldiamines and N-alkylnortropinones by transformed root cultures of *Nicotiana* and *Brugmansia*. *Phytochemistry*, 52:855-869.

Breeden D. C., Coates R. M. 1994. 7-Epizingiberene, a novel bisabolane sesquiterpene from wild tomato leaves. *Tetrahedron*, 50:11 123-11 132.

Brignolas F., Lacroix B., Lieutier F., Sauvard D., Drouet A., Claudot A. C., Yart A., Berryman A. A., Christiansen E. 1995. Induced responses in phenolic metabolism in two Norway spruce clones after wounding and inoculations with *Ophiostoma polonicum*, a bark beetle-associated fungus. *Plant Physiology*, 109:821-827.

Brignolas F., Lieutier F., Sauvard D., Christiansen E., Berryman A. A. 1998. Phenolic predictors for Norway spruce resistance to the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) and an associated fungus, *Ceratocystis polonica*. *Canadian Journal of Forest Research*, 28:720-728.

Brown D. E., Rashotte A. M., Murphy A. S., Normanly J., Tague B. W., Peer W. A., Taiz L., Muday G. K. 2001. Flavonoids act as negative regulators of auxin transport in vivo in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 126:524-535.

Bruce T. J. A., Wadhams L. J., Woodcock C. M. 2005. Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science*, 10:269-274.

Bull D. L., Ivie G. W., Beier R. C., Pryor N. W., Oertli E. H. 1984. Fate of photosensitizing furanocoumarins in tolerant and sensitive insects. *Journal of Chemical Ecology*, 10:893-911.

Byers J. A. 1981. Pheromone biosynthesis in the bark beetle, *Ips paraconfusus*, during feeding or expo-

sure to vapours of host plant precursors. *Insect Biochemistry*,11:563-569.

Cartwright D. W. ,Langcake P. ,Pryce R. J. ,Leworthy D. P. ,Ride J. P. 1981. Isolation and characterization of 2 phytoalexins from rice as momilactones A and B. *Phytochemistry*,20:535-537.

Castells E. ,Berhow M. A. , Vaughn S. F. , Berenbaum M. R. 2005. Geographic variation in alkaloid production in *Conium maculatum* populations experiencing differential herbivory by *Agonopterix alstroemeriana*. *Journal of Chemical Ecology*,31:1 693-1 709.

Chang M. ,Lynn D. G. 1986. The haustoria and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *Journal of Chemical Ecology*,12:561-579.

Conner W. E. , Boada R. , Schroeder F. C. , Gonzalez A. , Meinwald J. , Eisner T. 2000. Chemical defense:Bestowal of a nuptial alkaloidal garment by a male moth on its mate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,97:14 406-14 411.

D'Auria J. C. ,Gershenzon J. 2005. The secondary metabolism of *Arabidopsis thaliana*: growing like a weed. *Current Opinion in Plant Biology*,8:308-316.

Detzel A. ,Wink M. 1993. Attraction,deterrence or intoxication of bees (*Apis mellifera*) by plant allelochemicals. *Chemoecology*,4:8-18.

Dickens J. C. , Payne T. L. 1977. Bark beetle olfaction: pheromone receptor system in *Dendroctonus frontalis*. *Journal of Insect Physiology*,23:481-489.

Dickens J. C. ,Visser J. H. ,Van Der Pers J. N. C. 1993. Detection and deactivation of pheromone and plant odor components by the beet armyworm,*Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*,39:503-516.

Dixon R. A. , Paiva N. L. 1995. Stress-Induced phenylpropanoid metabolism. *Plant Cell*, 7: 1 085-1 097.

Du Y. J. ,Poppy G. M. ,Powell W. ,Pickett J. A. ,Wadhams L. J. ,Woodcock C. M. 1998. Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*,24:1 355-1 368.

Duffey S. S. 1970. Cardiacglycosides and distastefulness:some observations on the palatability spectrum of butterflies. *Science*,169:78-79.

Eigenbrode S. D. ,Trumble J. T. ,Millar J. G. ,White K. K. 1994. Topical toxicity of tomato sesquiterpenes to the beet armyworm,and the role of these compounds in resistance derived from an accession of *Lycopersicon hirsutum f. typicum*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 42:807-810.

Fettig C. J. ,McMillin J. D. , Anhold J. A. , Hamud S. M. , Borys R. R. , Dabney C. P. ,Seybold S. J. 2006. The effects of mechanical fuel reduction treatments on the activity of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) infesting ponderosa pine. *Forest Ecology and Management*, 230:55-68.

Firmin J. L. , Wilson K. E. , Rossen L. , Johnston A. W. B. 1986. Flavonoid activation of nodulation genes in *Rhizobium* reversed by other compounds present in plants. *Nature*,324:90-92.

Fischer N. H. ,Williamson G. B. ,Weidenhamer J. D. ,Richardson D. R. 1994. In search of allelopathy in the Florida scrub:The role of terpenoids. *Journal of Chemical Ecology*,20:1 355-1 380.

Flematti G. R. ,Ghisalberti E. L. ,Dixon K. W. ,Trengove R. D. 2004. A compound from smoke that promotes seed germination. *Science*,305:977.

Franceschi V. R. ,Krekling T. ,Berryman A. A. ,Christiansen E. 1998. Specialized phloem parenchyma cells in Norway spruce (Pinaceae) bark are an important site of defense reactions. *American Journal*

of Botany, 85: 601-615.

Franceschi V. R., Krokene P., Krekling T., Christiansen E. 2000. Phloem parenchyma cells are involved in local and distant defense responses to fungal inoculation or bark-beetle attack in Norway spruce (Pinaceae). *American Journal of Botany*, 87: 314-326.

Frank T., Bieri K., Speiser B. 2002. Feeding deterrent effect of carvone, a compound from caraway seeds, on the slug *Arion lusitanicus*. *Annals of Applied Biology*, 141: 93-100.

Franke A., Rimpler H., Schneider D. 1986. Iridoid glycosides in the butterfly *Euphydryas cynthia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Phytochemistry*, 26: 103-106.

Frei H., Luthy J., Brauchli J., Zweifel U., Wurgler F. E., Schlatter C. 1992. Structure activity relationships of genotoxic potencies of 16 pyrrolizidine alkaloids. *Chemico-Biological Interactions*, 83: 1-22.

Fukuyama Y., Huang J. M., Atta-ur-Rahman. 2005. Chemistry and neurotrophic activity of seco-prezizaane- and anislactone-type sesquiterpenes from *Illicium* species//Atta-Ur-Rahman. *Studies in Natural Products Chemistry*. Vol. 32. Netherlands: Elsevier Science, Amsterdam, 395-427.

Fung S. Y., Herrebout W. M. 1987. Coumarins in *Prunus mahaleb* and its herbivore, the small ermine moth *Yponomeuta mahalebellus*. *Journal of Chemical Ecology*, 13: 2 041-2 047.

Gegear R. J., Manson J. S., Thomson J. D. 2007. Ecological context influences pollinator deterrence by alkaloids in floral nectar. *Ecology Letters*, 10: 375-382.

Gershenzon J. 2002. Secondary metabolites and plant defense//Taiz L., Zeiger E. *Plant Physiology*. 3rd ed. Sunderland, Ma., USA: Sinauer, 283-308.

Gershenzon J., Dudareva N. 2007. The function of terpene natural products in the natural world. *Nature Chemical Biology*, 3: 408-414.

Giamoustaris A., Mithen R. 1997. Glucosinolates and disease resistance in oilseed rape (*Brassica napus* ssp *oleifera*). *Plant Pathology*, 46: 271-275.

Gibson R. W., Pickett J. A. 1983. Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature*, 302: 608-609.

Gleadow R. M., Woodrow I. E. 2002. Constraints on effectiveness of cyanogenic glycosides in herbivore defense. *Journal of Chemical Ecology*, 28: 1 301-1 313.

Goel D., Goel R., Singh V., Ali M., Mallavarapu G. R., Kumar S. 2007. Composition of the essential oil from the root of *Artemisia annua*. *Journal of Natural Medicines*, 61: 458-461.

Grayer R. J., Kimmins F. M., Padgham D. E., Harborne J. B., Rao D. V. R. 1992. Condensed tannin levels and resistance of groundnuts (*Arachis hypogaea*) against *Aphis craccivora*. *Phytochemistry*, 31: 3 795-3 800.

Gronquist M., Bezzerides A., Attygalle A., Meinwald J., Eisner M., Eisner T. 2001. Attractive and defensive functions of the ultraviolet pigments of a flower (*Hypericum calycinum*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98: 13 745-13 750.

Guimaraes P. R., Jose J., Galetti M., Trigo J. R. 2003. Quinolizidine alkaloids in *Ormosia arborea* seeds inhibit predation but not hoarding by agoutis (*Dasyprocta leporina*). *Journal of Chemical Ecology*, 29: 1 065-1 072.

Habermehl G. G., Fliegner W., Atta-ur-Rahman. 1997. Terpenes and their biological relevance//Atta-ur-Rahman. *Studies in Natural Products Chemistry*. Vol. 20. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Sci-

ence,3-24.

Halkier B. A. ,Gershenzon J. 2006. Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annual Review of Plant Biology*,57:303-333.

Halls S. C. , Gang D. R. , Weber D. J. 1994. Seasonal variation in volatile secondary compounds of *Chrysothamnus nauseosus* (Pallas) britt. ; Asteraceae ssp. *hololeucus* (Gray) hall. & clem. influences herbivory. *Journal of Chemical Ecology*,20:2 055-2 063.

Hansen D. M. ,Beer K. ,Muller C. B. 2006. Mauritian coloured nectar no longer a mystery:a visual signal for lizard pollinators. *Biology Letters*,2:165-168.

Hansen D. M. ,Olesen J. M. ,Mione T. ,Johnson S. D. ,Muller C. B. 2007. Coloured nectar:distribution,ecology,and evolution of an enigmatic floral trait. *Biological Reviews*,82:83-111.

Harborne J. B. 1989. Recent advances in chemical ecology. *Natural Product Reports*,6:85-109.

Harborne J. B. 1993. Advances in chemical ecology. *Natural Product Reports*,10:327-348.

Harborne J. B. 1997. Recent advances in chemical ecology. *Natural Product Reports*,14:83-98.

Harborne J. B. 1999. Recent advances in chemical ecology. *Natural Product Reports*,16:509-523.

Harborne J. B. 2001. Twenty-five years of chemical ecology. *Natural Product Reports*,18:361-379.

Harborne J. B. ,Dey P. M. 1997. Biochemical plant ecology//Harborne J. B. *Plant Biochemistry*. London,U. K. :Academic Press,503-516.

Harrewijn P. ,Minks A. K. ,Mollema C. 1994. Evolution of plant volatile production in insect-plant relationships. *Chemoecology*,5:55-73.

Hartmann T. 1999. Chemical ecology of pyrrolizidine alkaloids. *Planta*, 207:483-495.

Hartmann T. ,Dierich B. 1998. Chemical diversity and variation of pyrrolizidine alkaloids of the senecionine type:biological need or coincidence? *Planta*,206:443-451.

Hartmann T. ,Ober D. 2008. Defense by pyrrolizidine alkaloids:Developed by plants and recruited by insects//Schaller A. *Induced Plant Resistance to Herbivory*. Dordrecht,Netherlands:Springer,213-231.

Hartmann T. ,Theuring C. ,Witte L. ,Schulz S. ,Pasteels J. M. 2003. Biochemical processing of plant acquired pyrrolizidine alkaloids by the neotropical leaf-beetle *Platyphora boucardi*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*,33:515-523.

Hartmann T. ,Witte L. 1995. Chemistry,biology and chemoecology of the pyrrolizidine alkaloids//Peuetier S. W. *Alkaloids:Chemical and biological perspectives*. Vol. 9. Oxford,UK:Pergamon Press,155-233.

Herde M. ,Gartner K. ,Kollner T. G. ,Fode B. ,Boland W. ,Gershenzon J. ,Gatz C. ,Tholl D. 2008. Identification and regulation of TPS04/GES, an *Arabidopsis* geranyllinalool synthase catalyzing the first step in the formation of the insect-induced volatile C-16-homoterpene TMTT. *Plant Cell*,20:1 152-1 168.

Honda K. ,Hayashi N. 1995. A flavonoid glucoside,phellamurin,regulates differential oviposition on a rutaceous plant, *Phellodendron amurense*, by two sympatric swallowtail butterflies, *Papilio protenor* and *P. xuthus*: The front line of a coevolutionary arms race? *Journal of Chemical Ecology*, 21:1 531-1 539.

Hughes P. R. 1975. Pheromones of dendroctonus:Origin of [alpha]-pinene oxidation products present in emergent adults. *Journal of Insect Physiology*,21:687-691.

Humphrey A. J. ,Galster A. M. , Beale M. H. 2006. Strigolactones in chemical ecology: waste products or vital allelochemicals? *Natural Product Reports*,23:592-614.

Ingham J. L. 1990. Systematic aspects of phytoalexin formation within tribe Phaseoleae of the Leguminosae (subfamily Papilionoideae). *Biochemical Systematics and Ecology*,18:329-343.

Ingham J. L. , Tahara S. , Harborne J. B. 1983. Fungitoxic isoflavones from *Lupinus albus* and other *Lupinus* species. *Zeitschrift fur Naturforschung*,38:194-200.

Ishaaya I. ,Hirashima A. ,Yablonski S. ,Tawata S. ,Eto M. 1991. Mimosine,a nonprotein amino acid, inhibits growth and enzyme systems in *Tribolium castaneum. Pesticide Biochemistry and Physiology*, 39:35-42.

Ivarsson P. ,Birgersson G. 1995. Regulation and biosynthesis of pheromone components in the double spined bark beetle *Ips duplicatus* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Insect Physiology*,41:843-849.

Ivarsson P. ,Schlyter F. ,Birgersson G. 1993. Demonstration of de Novo pheromone biosynthesis in *Ips duplicatus* (Coleoptera:Scolytidae): inhibition of Ipsdienol and E-myrcenol production by compactin. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 23:655-662.

Jansen B. J. M. ,de Groot A. 2004. Occurrence,biological activity and synthesis of drimane sesquiterpenoids. *Natural Product Reports*,21:449-477.

Jassbi A. R. , Gase K. , Hettenhausen C. , Schmidt A. , Baldwin I. T. 2008. Silencing geranylgeranyl diphosphate synthase in *Nicotiana attenuata* dramatically impairs resistance to tobacco hornworm. *Plant Physiology*,146:974-986.

Jenett-Siems K. ,Schimming T. ,Kaloga M. ,Eich E. ,Siems K. ,Gupta M. P. ,Witte L. ,Hartmann T. 1998. Phytochemistry and chemotaxonomy of the convolvulaceae: pyrrolizidine alkaloids of *Ipomoea hederifolia* and related species. *Phytochemistry*,47:1 551-1 560.

Johne A. B. ,Weissbecker B. ,Schutz S. 2006. Volatile emissions from *Aesculus hippocastanum* induced by mining of larval stages of *Cameraria ohridella* influence oviposition by conspecific females. *Journal of Chemical Ecology*,32:2 303-2 319.

Johnson J. D. ,Kim Y. 2005. The role of leaf chemistry in *Melampsora medusae* infection of hybrid poplar: effects of leaf development and fungicide treatment. *Canadian Journal of Forest Research*,35: 763-771.

Johnson K. S. ,Scriber J. M. ,Nair M. 1996. Phenylpropenoid phenolics in sweetbay magnolia as chemical determinants of host use in *Saturniid silkmoths* (*Callosamin*). *Journal of Chemical Ecology*,22: 1 955-1 969.

Jurd L. ,King A. D. ,Mihara K. 1971. Antimicrobial properties of natural phenols Ⅲ. Antimicrobial properties of umbelliferone derivatives. *Phytochemistry*, 10:2 965-2 970.

Kappers I. F. ,Aharoni A. ,van Herpen T. ,Luckerhoff L. L. P. ,Dicke M. ,Bouwmeester H. J. 2005. Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts, bodyguards to *Arabidopsis. Science*, 309: 2 070-2 072.

Kato-Noguchi H. ,Ino T. 2003. Rice seedlings release momilactone B into the environment. *Phytochemistry*,63:551-554.

Kato-Noguchi H. ,Ino T. ,Sata N. ,Yamamura S. 2002. Isolation and identification of a potent allelopathic substance in rice root exudates. *Physiologia Plantarum*,115:401-405.

Kato T. , Kabuto C. , Sasaki N. , Tsunagaw M. , Aizawa H. , Fujita K. , Kato Y. , Kitahara Y. 1973. Momilactones, growth inhibitors from rice, *Oryza sativa* L. *Tetrahedron Letters*:3 861-3 864.

Kelsey R. G. , Stevenson T. I. , Scholl J. P. , Watson Jr T. J. , Shafizadeh F. 1978. The chemical composition of the litter and soil in a community of *Artemisia tridentata* ssp. *vaseyana*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 6:193-200.

Kessler A. , Baldwin I. T. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291:2 141-2 144.

Kessler D. , Baldwin I. T. 2007. Making sense of nectar scents: the effects of nectar secondary metabolites on floral visitors of *Nicotiana attenuata*. *Plant Journal*, 49:840-854.

Kessler D. , Gase K. , Baldwin I. T. 2008. Field experiments with transformed plants reveal the sense of floral scents. *Science*, 321:1 200-1 202.

Kite G. C. 1995. The floral odour of *Arum maculatum*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 23:343-354.

Kite G. C. , Leon C. 1995. Volatile compounds emitted from flowers and leaves of *Brugmansia candida* (Solanaceae). *Phytochemistry*, 40:1 093-1 095.

Klocke J. A. , Hu M. Y. , Chiu S. F. , Kubo I. 1991. Grayanoid diterpene insect antifeedants and insecticides from *Rhododendron molle*. *Phytochemistry*, 30:1 797-1 800.

Knudsen J. T. , Tollsten L. , Bergstrom L. G. 1993. Floral scents—a checklist of volatile compounds isolated by headspace techniques. *Phytochemistry*, 33:253-280.

Koga J. , Shimura M. , Oshima K. , Ogawa N. , Yamauchi T. , Ogasawara N. 1995. Phytocassanes A, B, C, and D, novel deterpene phytolexins from rice, *Oryza sativa* L. *Tetrahedron*, 51:7 907-7 918.

Kollner T. G. , Schnee C. , Li S. , Svatos A. , Schneider B. , Gershenzon J. , Degenhardt J. 2008. Protonation of a neutral (*S*)-beta-bisabolene intermediate is involved in (*S*)-beta-macrocarpene formation by the maize sesquiterpene synthases TPS6 and TPS11. *Journal of Biological Chemistry*, 283:20 779-20 788.

Kono Y. , Takeuchi S. , Kodama O. , Sekido H. , Akatsuka T. 1985. Novel phytoalexins (Oryzalexins A, B, C) isolation from rice blast leaves infected with *Pyricularia oryzae*. *Agricultural and Biological Chemistry*, 49:1 695-1 701.

Krekling T. , Franceschi V. R. , Krokene P. , Solheim H. 2004. Differential anatomical response of Norway spruce stem tissues to sterile and fungus infected inoculations. *Trends in Ecology and Evolution*, 18:1-9.

Li G. Q. , Ishikawa Y. 2004. Oviposition deterrents in larval frass of four *Ostrinia* species fed on an artificial diet. *Journal of Chemical Ecology*, 30:1 445-1 456.

Li S. H. , Niu X. M. , Zahn S. F. , Gershenzon J. , Weston J. , Schneider B. 2008. Diastereomeric stilbene glucoside dimers from the bark of Norway spruce (*Picea abies*). *Phytochemistry*, 69:772-782.

Li S. H. , Schneider B. , Gershenzon J. 2007. Microchemical analysis of laser-microdissected stone cells of Norway spruce by cryogenic nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Planta*, 225:771-779.

Li S. Y. , Zhang Z. Z. , Cain A. , Wang B. , Long M. , Taylor J. 2005. Antifungal activity of camptothecin, trifolin, and hyperoside isolated from *Camptotheca acuminata*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53:32-37.

Lindberg M. , Lundgren L. , Gref R. , Johansson M. 1992. Stilbenes and resin acids in relation to the

penetration of *Heterobasidion annosum* through the bark of *Picea abies. European Journal of Forest Pathology*,22:95-106.

Macel M. ,Bruinsma M. ,Dijkstra S. M. ,Ooijendijk T. ,Niemeyer H. M. ,Klinkhamer P. G. L. 2005. Differences in effects of pyrrolizidine alkaloids on five generalist insect herbivore species. *Journal of Chemical Ecology*,31:1 493-1 508.

Magalhaes S. T. V. ,Guedes R. N. C. ,Demuner A. J. ,Lima E. R. 2008. Effect of coffee alkaloids and phenolics on egg-laying by the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella. Bulletin of Entomological Research*,98:483-489.

Maggi M. E. ,Mangeaud A. ,Carpinella M. C. ,Ferrayoli C. G. ,Valladares G. R. ,Palacios S. M. 2005. Laboratory evaluation of *Artemisia annua* L. extract and artemisinin activity against *Epilachna paenulata* and *Spodoptera eridania. Journal of Chemical Ecology*,31:1 527-1 536.

Matsuda K. ,Senbo S. 1986. Chlorogenic acid as a feeding deterrent for the salicaceae-feeding leaf beetle,*Lochmaeae capreae cribrata* (Coleoptera: Chrysomelidae) and other species of leaf beetles. *Applied Entomology and Zoology*,21:411-416.

Matsumoto K. , Fukuda H. 1982. Anisatin modulation of GABA- and pentobarbital-induced enhancement of diazepam binding in rat brain. *Neuroscience Letters*,32:175-179.

Matsuyama S. ,Kuwahara Y. ,Nakamura S. ,Suzuki T. 1991. Oviposition stimulants for the lesser mulberry pyralid,*Glyphodes pyloalis* (Walker), in mulberry leaves; Rediscovery of phytoalexin components asinsect kairomones. *Agricultural and Biological Chemistry*,55:1 333-1 341.

Mattocks A. R. ,Driver H. E. ,Barbour R. H. ,Robins D. J. 1986. Metabolism and toxicity of synthetic analogues of macrocyclic diester pyrrolizidine alkaloids. *Chemico-Biological Interactions*,58:95-108.

Matusova R. ,Rani K. ,Verstappen F. W. A. ,Franssen M. C. R. ,Beale M. H. ,Bouwmeester H. J. 2005. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanche* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiology*,139:920-934.

Moeck H. A. ,Wood D. L. ,Lindahl K. Q. 1981. Host selection behavior of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa*,with special emphasis on the western pine beetle,*Dendroctonus brevicomis. Journal of Chemical Ecology*,7:49-83.

Monde K. , Sasaki K. , Shirata A. , Takasugi M. 1990. 4-Methoxybrassinin, a sulphur-containing phytoalexin from *Brassica oleracea. Phytochemistry*,29:1 499-1 500.

Mordue A. J. ,Blackwell A. 1993. Azadirachtin—an update. *Journal of Insect Physiology*,39:903-924.

Morimoto S. ,Suemori K. ,Moriwaki J. ,Taura F. ,Tanaka H. ,Aso M. ,Tanaka M. ,Suemune H. , Shimohigashi Y. ,Shoyama Y. 2001. Morphine metabolism in the opium poppy and its possible physiological function—Biochemical characterization of the morphine metabolite, bismorphine. *Journal of Biological Chemistry*,276:38 179-38 184.

Morris P. F. ,Ward E. W. B. 1992. Chemoattraction of zoospores of the soybean pathogen,*Phytophthora sojae*,by isoflavones. *Physiological and Molecular Plant Pathology*,40:17-22.

Muller C. H. , Haines B. L. , Muller W. H. 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. *Science*,143:471-472.

Munne-Bosch S. ,Alegre L. 2002. The function of tocopherols and tocotrienols in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*,21:31-57.

Narberhaus I. ,Zintgraf V. ,Dobler S. 2005. Pyrrolizidine alkaloids on three trophic levels—evidence

for toxic and deterrent effects on phytophages and predators. *Chemoecology*, 15: 121-125.

Neal J. J. 1989. Methylenedioxyphenyl-containing alkaloids and autosynergism. *Phytochemistry*, 28: 451-453.

Nishida R., Ohsugi T., Fukami H., Nakajima S. 1990. Oviposition deterrent of a rutaceae-feeding swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*, from anon-host Rutaceous plant, *Orixa japonica*. *Agricultural and Biological Chemistry*, 54: 1 265-1 270.

Nishida R., Tan K. H., Serit M., Lajis N. H., Sukari A. M., Takahashi S., Fukami H. 1988. Accumulation of phenylpropanoids in the rectal glands of males of the Oriental fruit fly, *Dacus dorsalis*. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 44: 534-536.

Olesen J. M., Ronsted N., Tolderlund U., Cornett C., Molgaard P., Madsen J., Jones C. G., Olsen C. E. 1998. Mauritian red nectar remains a mystery. *Nature*, 393: 529.

Papadopoulou K., Melton R. E., Leggett M., Daniels M. J., Osbourn A. E. 1999. Compromised disease resistance in saponin-deficient plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 12 923-12 928.

Pasteels J. M., Rowell-Rahier M., Braekman J. C., Daloze D. 1984. Chemical defences in leaf beetles and their larvae: The ecological, evolutionary and taxonomic significance. *Biochemical Systematics and Ecology*, 12: 395-406.

Pasteels J. M. 2007. Chemical defence, offence and alliance in ants-aphids-ladybirds relationships. *Population Ecology*, 49: 5-14.

Pedras M. S. C., Khan A. Q. 1996. Biotransformation of the brassica phytoalexin brassicanal A by the blackleg fungus. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 44: 3 403-3 407.

Pedras M. S. C., Okanga F. I., Zaharia I. L., Khan A. Q. 2000. Phytoalexins from crucifers: synthesis, biosynthesis, and biotransformation. *Phytochemistry*, 53: 161-176.

Penuelas J., Llusia J. 2002. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*. *New Phytologist*, 155: 227-237.

Peters R. J. 2006. Uncovering the complex metabolic network underlying diterpenoid phytoalexin biosynthesis in rice and other cereal crop plants. *Phytochemistry*, 67: 2 307-2 317.

Phillips M. A., Croteau R. B. 1999. Resin-based defenses in conifers. *Trends in Plant Science*, 4: 184-190.

Picman A. K. 1986. Biological activities of sesquiterpene lactones. *Biochemical Systematics and Ecology*, 14: 255-281.

Picman A. K., Picman J. 1984. Effect of selected pseudoguaianolides on survival of the flour beetle, *Tribolium confusum*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 12: 89-93.

Pott M. B., Pichersky E., Piechulla B. 2002. Evening specific oscillations of scent emission, SAMT enzyme activity, and SAMT mRNA in flowers of *Stephanotis floribunda*. *Journal of Plant Physiology*, 159: 925-934.

Raguso R. A., Gary B., Richard V. 2003. Olfactory landscapes and deceptive pollination: Signal, noise and convergent evolution in floral scent//Blomquist G. J., Vogt R. G. *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology*. San Diego, USA: Academic Press, 631-650.

Rasmann S., Kollner T. G., Degenhardt J., Hiltpold I., Toepfer S., Kuhlmann U., Gershenzon J., Turlings T. C. J. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots.

Nature,434:732-737.

Reddy A. M. , Reddy V. S. , Scheffler B. E. , Wienand U. , Reddy A. R. 2007. Novel transgenic rice overexpressing anthocyanidin synthase accumulates a mixture of flavonoids leading to an increased antioxidant potential. *Metabolic Engineering*,9:95-111.

Reddy G. V. P. ,Guerrero A. 2004. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends in Plant Science*,9:253-261.

Reichardt P. B. , Bryant J. P. , Mattes B. R. , Clausen T. P. , Chapin F. S. , Meyer M. 1990. Winter chemical defense of Alaskan balsam poplar against snowshoe hares. *Journal of Chemical Ecology*,16: 1 941-1 959.

Renwick J. A. A. ,Hughes P. R. ,Pitman G. B. ,Vite J. P. 1976. Oxidation-products of terpenes identified from dendroctonus and *Ips* bark beetles. *Journal of Insect Physiology*,22:725-727.

Ricker M. ,Daly D. C. ,Veen G. ,Robbins E. F. ,Sinta M. ,Chota J. ,Czygan F. C. ,Kinghorn A. D. 1999. Distribution of quinolizidine alkaloid types in nine *Ormosia* species (Leguminosae-Papilionoideae). *Brittonia*,51:34-43.

Robinson T. ,Rahman A. U. 2000. The metabolism and biochemical actions of alkaloids in animals// Atta-ur-Rahman. *Studies in Natural Products Chemistry*. Vol. 22. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science:3-54.

Rodilla J. M. ,Tinoco M. T. ,Morais J. C. ,Gimenez C. ,Cabrera R. ,Maro-Benito D. ,Castillo L. , Gonzalez-Coloma A. 2008. Laurus novocanariensis essential oil: Seasonal variation and valorization. *Biochemical Systematics and Ecology*,36:167-176.

Rogers E. E. ,Glazebrook J. ,Ausubel F. N. 1996. Mode of action of the *Arabidopsis thaliana* phytoalexin camalexin and its role in *Arabidopsis*-pathogen interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 9:748-757.

Rosenthal G. A. 1998. L-canavanine: A potential chemotherapeutic agent for human pancreatic cancer. *Pharmaceutical Biology*,36:194-201.

Rosenthal G. A. ,Janzen D. H. 1981. Nitrogenous excretion by the terrestrial seed predator, *Caryedes brasiliensis*. *Biochemical Systematics and Ecology*,9:219-220.

Rothschild M. ,Aplin R. T. ,Cockrum P. A. ,Edgar J. A. ,Fairweather P. ,Lees R. 1979. Pyrrolizidine alkaloids in arctlld moths with a discussion on host plant relationships and the role of these secondary plant sustances in the arctlldae. *Biological Journal of the Linnean Society*,12:305-326.

Runyon J. B. ,Mescher M. C. ,De Moraes C. M. 2006. Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science*,313:1 964-1 967.

Saad H. E. A. ,El-Sharkawy S. H. ,Halim A. F. 1995. Essential oils of *Daucus carota* ssp. *maximus*. *Pharmaceutica Acta Helvetiae*,70:79-84.

Sauerwein M. ,Wink M. 1993. On the role of opines in plants transformed with *Agrobacterium rhizogenes*. *Journal of Plant Physiology*,142:446-451.

Scervino J. M. ,Ponce M. A. ,Erra-Bassells R. ,Bompadre M. J. ,Vierheilig H. ,Ocampo J. A. ,Godeas A. 2006. Glycosidation of apigenin results in a loss of its activity on different growth parameters of arbuscular mycorrhizal fungi from the genus *Glomus* and *Gigaspora*. *Soil Biology & Biochemistry*,38: 2 919-2 922.

Schijlen E. G. W. ,de Vos C. H. R. ,van Tunen A. J. ,Bovy A. G. 2004. Modification of flavonoid bio-

synthesis in crop plants. *Phytochemistry*,65:2 631-2 648.

Schmidt A. ,Zeneli G. , Hietala A. M. , Fossdal C. G. , Krokene P. , Christiansen E. , Gershenzon J. 2005. Induced chemical defenses in conifers:biochemical and molecular approaches to studying their function//Romeo J. T. *Recent Advances in Phytochemistry, Chemical Ecology and Phytochemistry of Forest Ecosystems*. Vol. 39. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 1-28.

Schnee C. ,Kollner T. G. ,Held M. ,Turlings T. C. J. ,Gershenzon J. ,Degenhardt J. 2006. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103:1 129-1 134.

Schneider M. J. ,Stermitz F. R. 1990. Uptake of host plant alkaloids by root parasitic *Pedicularis* species. *Phytochemistry*,29:1 811-1 814.

Schulz S. ,Beccaloni G. , Brown K. S. , Boppr M. , Freitas A. V. L. , Ockenfels P. , Trigo J. R. 2004. Semiochemicals derived from pyrrolizidine alkaloids in male ithomiine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: lthomiinae). *Biochemical Systematics and Ecology*,32:699-713.

Seo S. ,Seto H. ,Koshino H. ,Yoshida S. ,Ohashi Y. 2003. A diterpene as an endogenous signal for the activation of defense responses to infection with Tobacco mosaic virus and wounding in tobacco. *Plant Cell*,15:863-873.

Shi Q. W. ,Kiyota H. 2005. New natural taxane diterpenoids from *Taxus* species since 1999. *Chemistry & Biodiversity*,2:1 597-1 623.

Siciliano T. ,Leo M. D. ,Bader A. ,Tommasi N. D. ,Vrieling K. ,Braca A. ,Morelli I. 2005. Pyrrolizidine alkaloids from *Anchusa strigosa* and their antifeedant activity. *Phytochemistry*,66:1 593-1 600.

Simoes K. ,Du J. ,Kretzschmar F. S. ,Broeckling C. D. ,Stermitz F. S. ,Vivanco J. M. ,Braga M. R. 2008. Phytotoxic catechin leached by seeds of the tropical weed *Sesbania virgata*. *Journal of Chemical Ecology*,34:681-687.

Simpson B. B. ,Neff J. L. ,Seigler D. 1977. Krameria, free fatty acids and oil-collecting bees. *Nature*, 267:150-151.

Soderlund D. M. 1995. Mode of action of pyrethrins and pyrethroids//Casida J. E. ,Quistad G. B. *Pyrethrum Flowers: Production, Chemistry, Toxicology, and Uses*. New York, USA: Oxford University Press,217-233.

Spaink H. P. ,Wijffelman C. A. ,Pees E. ,Okker R. J. H. ,Lugtenberg B. J. J. 1987. *Rhizobium* nodulation gene *nodD* as a determinant of host specificity. *Nature*,328:337-340.

Stadler E. ,Buser H. R. 1984. Defense chemicals in leaf surface wax synergistically stimulate oviposition by a phytophagous insect. *Cellular and Molecular Life Sciences*,40:1 157-1 159.

Stephenson A. G. 1982. Iridoid glycosides in the nectar of *Catalpa speciosa* are unpalatable to *nectar* thieves. *Journal of Chemical Ecology*,8:1 025-1 034.

Steppuhn A. ,Gase K. ,Krock B. ,Halitschke R. ,Baldwin I. T. 2004. Nicotine's defensive function in nature. *Plos Biology*,2:1 074-1 080.

Stermitz F. R. ,Pomperoy M. 1992. Iridoid glycosides from *Castilleja purpurea* and *C. indivisa*, and quinolizidine alkaloid transfer from *Lupinus texensis* to *C. indivisa* via root parasitism. *Biochemical Systematics and Ecology*,20:473-475.

Stevenson P. C. ,Anderson J. C. ,Blaney W. M. ,Simmonds M. S. J. 1993. Developmental inhibition of

Spodoptera litura (Fab.) larvae by a novel caffeoylquinic acid from the wild groundnut, *Arachis paraguariensis*(Chod et Hassl.). *Journal of Chemical Ecology*,19:2 917-2 933.

Stipanovic R. D. ,Puckhaber L. S. ,Bell A. A. ,Jacobs J. 2005. Occurrence of (+)- and (-)-gossypol in wild species of cotton and in *Gossypium hirsutum* var. *marie-galante* (Watt) Hutchinson. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,53:6 266-6 271.

Sun H. D. ,Huang S. X. ,Han Q. B. 2006. Diterpenoids from *Isodon* species and their biological activities. *Natural Product Reports*,23:673-698.

Sunnerheim-Sjoberg K. ,Knutsson P. G. 1995. Platyphylloside: Metabolism and digestibility reductionin vitro. *Journal of Chemo Ecology*,21:1 339-1 348.

Szentesi A. , Wink M. 1991. Fate of quinolizdine alkaloids through three trophic levels: *Laburnum anagyroides* (Leguminosae) and associated organisms. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 1 557-1 573.

Tallamy D. W. ,Stull J. ,Ehresman N. P. ,Gorski P. M. , Mason C. E. 1997. Cucurbitacins as feeding and oviposition deterrents to insects. *Environmental Entomology*,26:678-683.

Tanrisever N. ,Fischer N. H. ,Williamson G. B. 1988. Menthofurans from Calamintha ashei: Effects on *Schizachyrium scoparium* and *Lactuca sativa*. *Phytochemistry*,27:2 523-2 526.

Tattersall D. B. ,Bak S. ,Jones P. R. ,Olsen C. E. ,Nielsen J. K. ,Hansen M. L. ,Hoj P. B. ,Moller B. L. 2001. Resistance to an herbivore through engineered cyanogenic glucoside synthesis. *Science*,293: 1 826-1 828.

Tewksbury J. J. ,Reagan K. M. ,Machnicki N. J. ,Carlo T. A. ,Haak D. C. ,Penaloza A. L. C. ,Levey D. J. 2008. Evolutionary ecology of pungency in wild chilies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*,105:11 808-11 811.

Turlings T. C. J. ,Tumlinson J. H. 1991. Do parasitoids use herbivore-induced plant chemical defenses to locate hosts. *Florida Entomologist*,74:42-50.

Ulubelen A. ,Arfan M. ,Somez U. ,Mericli A. H. ,Mericli F. 1998. Diterpenoid alkaloids from *Delphinium uncinatum*. *Phytochemistry*,47:1 141-1 144.

Veshkurova O. ,Golubenko Z. ,Pshenichnov E. ,Arzanova I. ,Uzbekov V. ,Sultanova E. ,Salikho V S. ,Williams H. J. ,Reibenspies J. H. ,Puckhaber L. S. ,Stipanovic R. D. 2006. Malvone A, a phytoalexin found in *Malva sylvestris* (family Malvaceae). *Phytochemistry*,67:2 376-2 379.

Wainhouse D. ,Cross D. J. ,Howell R. S. 1990. The role of lignin as a defence against the spruce bark beetle *Dendroctonus micans*: effect on larvae and adults. *Oecologia*,85:257-265.

Weidenhamer J. D. , Macias F. A. , Fischer N. H. , Williamson G. B. 1993. Just how insoluble are monoterpenes. *Journal of Chemical Ecology*,19:1 799-1 807.

Weissbecker B. ,Van Loon J. J. A. ,Posthumus M. A. ,Bouwmeester H. J. ,Dicke M. 2000. Identification of volatile potato sesquiterpenoids and their olfactory detection by the two-spotted stinkbug *Perillus bioculatus*. *Journal of Chemical Ecology*,26:1 433-1 445.

Willinger G. ,Dobler S. 2001. Selective sequestration of iridoid glycosides from their host plants in *Longitarsus* flea beetles. *Biochemical Systematics and Ecology*,29:335-346.

Wilson C. R. ,Sauer J. M. ,Hooser S. B. 2001. Taxines: a review of the mechanism and toxicity of yew (*Taxus* spp.) alkaloids. *Toxicon*,39:175-185.

Wink M. 1987. Quinolizidine alkaloids: biochemistry, metabolism, and function in plants and cell sus-

pension cultures. *Planta Medica*,53:509-514.

Wink M. 2006. Importance of plant secondary metabolites for protection against insects and microbial infections//Ray M., Carpinella M. C. *Advances in Phytomedicine*, *Naturally Occurring Bioactive Compounds* Vol. 3. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 251-268.

Wink M., Witte L. 1991. Quinolizidine alkaloids in *Genista acanthoclada* and its holoparasite, *Cuscuta palaestina*. *Entomologia Generalis*, 15:237-254.

Winkel-Shirley B. 2002. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 5:218-223.

Xiao W. L., Li R. T., Huang S. X., Pu J. X., Sun H. D. 2008. Triterpenoids from the Schisandraceae family. *Natural Product Reports*, 25:871-891.

Zagrobelny M., Bak S., Rasmussen A. V., Jorgensen B., Naumann C. M., Moller B. L. 2004. Cyanogenic glucosides and plant-insect interactions. *Phytochemistry*, 65:293-306.

Zausen G. L., Kolb T. E., Bailey J. D., Wagner M. R. 2005. Long-term impacts of stand management on ponderosa pine physiology and bark beetle abundance in northern Arizona: A replicated landscape study. *Forest Ecology and Management*, 218:291-305.

Zhao B. G. 1999. Nematicidal activity of quinolizidine alkaloids and the functional group pairs in their molecular structure. *Journal of Chemical Ecology*, 25:2 205-2 214.

第 17 章

植物对病虫害化学防御的物质基础

徐效华[①] 孔垂华[①,②]

摘　　要

植物能生物合成结构各异、种类繁多的次生物质。次生物质的80%来源于植物，植物次生物质多样化及生物合成途径是植物长期对环境的适应而逐步形成的，尤其是在与病虫害的相互作用中共同进化而成。大量的研究证实，植物次生物质的合成与释放是植物应对生物和非生物胁迫的一种化学表现，特别是植物面对动物取食和病原菌侵染时往往通过合成释放次生物质进行化学防御。这样，系统理解植物对病虫害化学防御的物质基础，对正确认识和阐明植物各类次生物质的生态学功能及其化学防御机制具有重要意义。本章从植物合成的萜类、含氮次生化合物和酚类等次生代谢物质入手，综述植物对病虫害显示活性的各类代表性次生物质，以期阐明植物对病虫害防御的化学物质。

① 南开大学元素有机化学国家重点实验室，天津 300071，E-mail：xiaohuaxu@nankai.edu.cn
② 中国农业大学资源与环境学院，北京 100193，E-mail：kongch@cau.edu.cn

前言

植物一旦萌发就不可能再改变生长位置，由此，植物必须建立抵御生境各种生物和非生物因子胁迫的机制，尤其是植物可以通过合成释放化学物质应对动物取食和病原菌侵害。其实，植物是自然界最好的化工厂，能合成大量结构新颖、种类繁多的次生代谢产物。植物次生代谢及其产物是植物在长期的进化中对生态环境适应所产生的结果，次生代谢产物既受环境的诱导，又受基因的控制。生物学家把植物产生的对本身生长并无多大关系的物质叫次生物质，而化学家通常称之为天然产物。一直以来，植物次生代谢产物被认为是植物的最终代谢产物，是废弃物，对其生态功能没有引起足够的重视与关注，只是作为重要的药用和香料资源而被有机化学家所关注。100 多年来，植物化学研究推动了有机化学学科的发展，并为医药工业奠定了基础。20 世纪 50 年代^{13}C 同位素标记技术发展，植物学家、生物化学家和有机化学家得以开展对植物次生物质生物合成过程的探讨，并认识到植物生物合成次生物质实际上是植物应对复杂环境的一种有力武器，具有重要的生态意义与功能。

目前已经查明了 10 万余种植物次生物质的化学结构（Ben and Osbourn，2006；Hartmann，2007；Macias，2007；Bulgakov *et al.*，2008）。这些次生物质在植物防御体系中有其各自生态功能，有的能有效地防止食草动物伤害，有的抑制其他植物的生长。植物次生物质还能帮助动物渡过难关，如有一类植物能分泌有毒的强心苷，斑蝶在它的叶片上产卵，卵孵化成幼虫，虫体内已积累了大量强心苷，而鸟类不愿吃含强心苷的虫子，这样幼虫便得以保留下来。当病原菌入侵或植物表面受伤时，有抗病能力的植株在数小时内就迅速合成防卫素。自 20 世纪 60 年代从未成熟的豌豆荚中提取出豌豆素起，人们已经从 17 个科 300 多种植物的次生物质中鉴定出植物防卫素。植物色素也是次生物质，它包括花色素、类黄酮色素、异戊二烯色素和醌色素等，一般认为，植物制造色素是为了吸引动物，实际上可能还有其他原因。如类黄酮色素能吸收紫外线，因此能保护植物深层细胞不被灼伤，高海拔地区植物的表皮中类黄酮含量较多就是这个原因。本章综述植物对动物取食与病原菌化学防御的次生物质的研究进展。

一、植物化学防御的策略

植物主要采用物理与化学两种防御策略，物理防御主要形成含纤维素和木质素难以消化的细胞壁，植物含有疏水性物质增加微生物渗透的障碍，厚的表皮防御昆虫与病原菌以及防止水分丢失。化学防御则是产生各种类型的次生代谢物质应对生物和非生物的环境胁迫（Agrawal，2007）。无论是物理防御还是化学防御，防御体系可分为组成防御（constitutive defenses）和诱导防御（induced defenses）（Maleck and Lawtont，1998；Wittstock and Gershenzon，2002；Osbourn *et al.*，2003）。

组成防御是植物本身固有的属性，特定的植物具有特定的基因，特定的蛋白合

成酶,产生特定的次生代谢产物。一些组成植物毒素的作用机制目前已经清楚。如皂苷(如 avenacin A)主要是破坏细胞膜(Turk,2006),氰苷通过释放 HCN 抑制细胞的呼吸系统(Zagrobelny *et al.*,2004)。卡烯内酯 calotropin 是抑制 Na/K 通道三磷酸腺苷酶(Rawlings *et al.*,1993),但更多的毒素作用方式有待于进一步研究。毒芹是最毒的植物之一,其合成的 cicutoxin 有通过中断 K 通道延缓神经元再极化作用(Wittstock *et al.*,1997)。吗啡是历史上最早从罂粟中发现的生物碱,对中枢神经有作用,研究表明吗啡防御病原菌有另外一种方式,在植物受伤时吗啡迅速二聚代谢成 bismorphine,与果胶交联凝集在细胞壁,对果胶酶水解产生抗性(Morimoto *et al.*,2001)。

avenacin A-1：R_1=OH，R_2=$NHCH_3$

calotropin

bismorphine

cicutoxin

植物生物合成组成防御的毒素本身是要消耗能量的,过度能量消耗会影响植物生长。因此,这些毒素往往被储存在植物组织中,当植物受到侵害时,才迅速转移到受伤组织(Gershenzon,1994;Purrington,2000)。植物毒素储存非常重要,一些植物毒素累积在植物树脂输送通道、乳汁和腺毛中(Duke *et al.*,2000;Dussourd and Holyle,2000;Hallahan,2000),当植物受到动物取食和病原菌侵害,这些毒素迅速运动到植物表面。植物不仅能够产生不同功能的单个防御次生代谢产物,而且也能够产生复杂的混合防御分子,例如萜烯精油,单个化合物对食草动物或者病原菌有急性毒性,混合物则有更高的活性,这种作用称之为协同作用。将两种萜烯精油混合后测定对烟草蠕虫毒力,发现混合物的毒性是单个精油的 9 倍(Cox *et al.*,2000;Isman,2000;Hummelbrunner and Isman,2001)。这种协同效应同样被证实在

马铃薯植物中的抗菌肽 dnakin - 1 与防卫素 PTH1 的抗菌活性上(Segura *et al.*, 1999)。植物毒素对植物本身一般是无毒性的,而且植物累积毒素的策略是累积无毒的毒素前体,这些内源性物质在植物体的合成受到基因的调控。例如植物合成的氰苷和硫苷本身无毒,但当组织受到伤害,体内葡萄糖水解酶被激活,前者生成 HCN,后者 myrosinase 酶被激活释放出不稳定的苷元,进一步重排成植毒性的硫代异氰酸酯或氰基化合物(Rosa and Rodrigues, 1999; Koroleva *et al.*, 2000; Andréasson *et al.*, 2001; Bones and Rossiter, 2006)。谷科植物合成的苯并肟酸糖苷(DIMBOA - glucoside)是另外一类在组织被变化时被激活的物质,水解产生毒性苷元 DIBOA 和 DIMBOA。DIBOA 和 DIMBOA 糖苷是玉米属植物的内源性植物毒素,但在双子叶植物的苯并肟酸糖苷主要通过邻近杂草释放 DIBOA 羟基化分子 benzoxazolin - 2 - one(BOA),其调控基因主要是 *BX1*, *BX2*, *BX3*, *BX4*, *BX5*, *BX8* 和 *BX9*(Schulz and Wieland, 1999; Sicker *et al.*, 2000; Von *et al.*, 2001)。

DIMBOA-glucoside　　　　avenacoside B

虽然植物受到侵害时主要靠诱导化学防御,但是组成防御在植物体是永远存在的。燕麦主要从根叶产生两种类型组成三萜 avenacin A, avenacoside B,当叶寄生菌 *S. avenae* 侵染时,燕麦酶就激活 avenacin A 进行防御(Anne and Osbourn, 1996)。如果没有组成防御累积的毒素,当植物受到侵染时仅仅靠诱导防御是难以迅速合成防御物质的。

植物整个生命周期里,常会遭遇逆境。当植物受到逆境刺激后,会引发植物体内一连串的信息传递,活化相关的防御基因,合成各种不同的特殊化学物质应对逆境。一般认为,在长期的进化过程中,植物至少形成了两套生化防御系统以抵御来自外界的伤害。一套防御反应是由病原菌的侵染而引发,这些反应过程主要有病原对寄主的攻击,防卫信号的识别与传导,植物病原微生物表面的防御反应。植物防卫反应大多是由植物病原细胞间相互识别启动,通过入侵的病原和寄主植物细胞壁产生的信号分子进行识别,这些信号分子被称为诱导子,诱导子通过信号传导在植物体内诱导产生一系列防卫反应(Elizabeth, 2002)。可作为诱导子的信号物质有很多,主要是植物和病原细胞壁降解产物如糖肽、糖蛋白、寡糖等。另一套防御反应由昆虫取食和机械损伤诱导产生,最终表现为蛋白酶抑制剂等次生代谢物质的产生和积累。防御反应主要是通过水杨酸、茉莉酸和乙烯信号转导途径,这些信号转导途径的末端产物作为信号分子,激活植物体内防御基因的表达,从而使植物表现出对生物胁迫的抗性反应(Sharan *et al.*, 1998; Genichiro *et al.*, 2005)。大

量的研究结果表明，植物防御反应的调控非常复杂，各种防御信号途径之间可相互影响，交叉反应（Frank，1998；Pickett *et al.*，2007）。

1. 植物对昆虫的化学防御

植物对昆虫的直接化学防御有两种情况：① 产生有毒的次生化合物，这类化学物质很普遍，包括生物碱、类黄酮、木质素、单宁、植物保幼激素、光活化毒素和非蛋白氨基酸等，可直接杀死昆虫或影响昆虫的生长发育、取食和繁殖。烟草被烟草天蛾（*Manduca sexta*）取食后会产生更多的烟碱、黄酮醇类和酚类化合物；棉小造桥虫（*Anomis flava*）取食棉花 48 h 后，棉花中的单宁、棉酚、槲黄素和绿原酸含量显著升高。野生欧洲防风草（*Pastinaca sativa*）被其专食性昆虫防风草织蛾（*Depressaria pastinacella*）取食后，其体内的呋喃香豆素、花椒毒素和牛防风素浓度显著升高。② 产生防御蛋白，如蛋白酶抑制剂、α－淀粉酶抑制剂等抑制昆虫消化酶的活性；产生几丁质酶水解昆虫体内的几丁质；产生凝集素蛋白结合到昆虫围食膜的糖蛋白上，破坏围食膜的结构。多酚氧化酶将酚氧化为醌，降低昆虫食物的营养价值（Konarev，1996；Ryan and Pearce，1998；Sales *et al.*，2000；Franco *et al.*，2002）。

植物对昆虫的间接化学防御涉及植物－昆虫－昆虫天敌三者之间的复杂关系，植物受到昆虫侵袭时，植物释放单萜、倍半萜和芳香族化合物等挥发性物质吸引天敌（Khan *et al.*，1997；Arimura *et al.*，2000；Prajapati *et al.*，2005）。挥发油存在于植物的腺毛、油室、油管、分泌细胞或树脂道中，大多数成油滴状存在，也有些与树脂、黏液质共同存在。还有少数以苷的形式存在，如冬绿苷水解后产生葡萄糖、木糖及水杨酸甲酯，后者为冬绿油的主要成分。这些挥发性有机化合物吸引昆虫的捕食性和寄生性天敌对昆虫进行准确的定位，使昆虫天敌轻而易举地在数以万计的植株中准确找到寄主（Pettersson *et al.*，1999；Hilker *et al.*，2002；Ninkovic *et al.*，2002），从而实现对植食性昆虫种群数量的严密调控。另外，这些挥发物除了吸引天敌，也可以作为抗菌杀虫和植物化感物质参与植物的化学防御（Khan *et al.*，2000；Pichersky *et al.*，2002；Holopainen，2004；Choudhary *et al.*，2008）。

2. 植物对病原菌化学防御

植物产生的防御病原菌侵染的抗菌化合物包括 phytoanticipins 和 phytoalexins，一般统称作植物防卫素（Grayer and Harborne，1994）。phytoanticipins 是植物没有被侵染前就存在的抗菌物质（Osbourn，1996a），而 phytoalexins 是病原菌侵染后植物产生的抗菌物质（Harborne，1999）。其实，两者的划分也不是绝对的，因为有的化合物在某一植物中既是 phytoanticipins，又可作为 phytoalexins。如黄酮 aakuranetin 既是黑豆果叶 phytoanticipins，又是水稻叶中诱导的主要抗微生物的代谢物质 phytoalexins（Kodama *et al.*，1988）。大量的植物次生代谢产物如苯酚、苯酚苷、皂苷和硫苷不饱和内酯已经被证实为抗病原菌活性化学物质（Osbourn，1996b；Morrissey *et al.*，1999；Abad *et al.*，2007）。1968 年，由马铃薯晚疫病菌不亲和性小种侵染的农林 10 号马铃薯中分离出了植物防卫素，并确定了它的结构，命名为 rishitin（Tomiyama *et al.*，1968）。

rishitin　　pisatin　　lubimin

高等植物能够产生多种结构类型的植物防卫素,已知20多科300种以上的植物产生植物防卫素(Bennett and Wallsgrove,1994;Hammerschmidt,1999;Richard *et al.*,2001),豆科、茄科、锦葵科、菊科和旋花科植物产生的植物保卫素最多(方磊和娄红祥,2006)。大多数植物保卫素的化学结构已被确定,多为类异黄酮和类萜化合物。类异黄酮植物保卫素主要由豆科植物产生(Harborne,1999),如豌豆的豌豆素(pisatin)、菜豆的菜豆素(phaseollin),大豆、苜蓿和三叶草等产生的大豆素(glyceollin)等。类萜植物保卫素主要由茄科植物产生,如马铃薯块茎产生的rishitin、lubimin和块茎防疫素(phytuberin),甜椒产生的甜椒醇(capsidiol)等(Brooks *et al.*,1991)。石竹科累积的毒素是anthranilamide(Niemann *et al.*,1993),十字花科植物主要产生的防卫素为含硫吲哚生物碱(Pedras *et al.*,1998;2003;2005;2006)。玉米诱导产生毒素苯并腭酸苷元DIMBOA(Glenn *et al.*,2001);水稻种子释放二萜molilactone系列化合物(Akatsuka *et al.*,1983;Hisashi *et al.*,2007)。一些种属可以产生多种类型的次生代谢产物,如可可(*Cocoa*)当受到轮枝孢菌(*Verticillium dahliae*)感染时累积五环三萜saponin、两个乙酰苯丙酮和S_8,S_8是植物唯一产生的无机抗生素(Cooper *et al.*,1996)。

momilactone　　saponin(medicagenic acid 3-*O*-glucoside)

sulphur　　sanguinarine　　berberine

DIMBOA　　anthranilamide

二、植物化学防御物质

目前鉴定的植物次生代谢物质已达10万余种，其中萜类化合物大约25 000种，生物碱化合物超过21 000种，酚类物质10 000种，非蛋白氨基酸700种，氰苷60种，硫苷100种和烷基胺150种。苯丙素类7 000种，多炔类1 500种（Hartmann，2007）。这些物质构成植物化学防御的物质基础。

1. 萜类

萜类化合物（terpenoids）是一类数量庞大、生物活性广泛的植物化学成分。从化学结构看，它们都是异戊二烯的聚合体及其衍生物，其骨架一般以五个碳原子为基本单位，也有少数例外。甲戊二羟酸（MVA），而不是异戊二烯是萜类化合物生源途径中最关键的前体物。萜类根据异戊二烯数目分为单萜（monoterpene）、倍半萜（sesquiterpene）、二萜（diterpene）、三萜（triterpene）、四萜（tetraterpene）和多萜（polyterpene）。低相对分子质量的萜是挥发性物质，是构成植物精油（essential oil）的主要成分，而相对分子质量增加就成为胡萝卜素等较复杂的化合物，更大相对分子质量的萜则形成树脂和橡胶等高分子化合物。萜类化合物在植物界分布很广泛，存在最多的是种子植物，尤其是被子植物。萜类化合物经常与树脂、树胶并生，但与生物碱相排斥。萜类化合物种类繁多，结构复杂，性质各异，因而其生理生物活性也是多种多样的。萜类对生物的作用是多方面的，是植物有效的化学防御武器，植物产生的萜类化合物对植食性昆虫、微生物或其他植物具有直接或间接的影响，从而产生各种各样的生态效应（Vlastimil，1989；Zwenger and Basu，2008）。

单萜在植物防御中被用于昆虫天敌引诱剂、抗菌物质和化感物质。单萜主要以挥发油形式存在，是各种芳香植物精油主要活性成分。大多数的挥发油具有抗菌活性，尤其是芳香植物精油的抗菌活性被广泛调查（Nakamura *et al.*，2004；Tundis *et al.*，2004；Aharoni *et al.*，2005；Cardenas *et al.*，2005；Jonathan *et al.*，2007）。唇形科中排香草（*Satureja montana*）、薰衣草（*Lavandula angustifolia*）、甜醒目薰衣草（*Lavandula hybrida*）、台湾野薄荷（*Origanum vulgare*）、迷迭香（*Rosmarinus officinalis*）和百里香（*Thymus vulgaris*）等精油是最有效的抗白色念珠菌试剂（Giordani *et al.*，2004）。特别是薰衣草精油抗50多种白色念珠菌，其主要成分为linalool和linalyl acetate（Angioni *et al.*，2006）。产地为意大利的薰衣草的茎叶油对立枯丝核菌（*Rhizoctonia solani*）、尖孢镰刀菌（*Fusarium oxysporum*）和黄曲霉有效，对立枯丝核菌效果最好，主要成分是fenchone，limonene和myrtenol。产地在地中海的薰衣草精油对禾谷镰刀菌（*Fusarium graminearum*）最有效，挥发油主成分为α－pinene，borneol，camphene，camphor，verbenone和bornyl acetate（Angioni *et al.*，2004）。产地在伊朗的橙花油对所有实验菌有效，鉴定了23种萜类化合物，主成分为1，8－cineole和4α，7α－abetanepetalactone（Sonboli *et al.*，2004）。百里香精油对所有实验菌珠有效，特别对dermatophytes效果更好，活性IC_{50}范围在0.08～0.32 μg/mL，富含carvacrol，γ－terpinene和p－cymene（Salgueiro *et al.*，2004）。菊科精油抗菌也

被广泛调查，马格丽特菊的抗菌主成分为 camphor，α－和 β－pinene 和 lyratyl acetate（Alvarez *et al.*，2001）。茼蒿显示广谱性抗菌活性，其主成分为 camphor 和 1，8－cineole（Kordali *et al.*，2005）。五种菊科植物精油调查对 *Aspergillus ochraceus*、赭曲霉（*Candida pseudotropicalis*）、枯草芽孢杆菌（*Fusarium moniliforme*）和串珠镰刀菌有效，主成分为 δ－elemene，farnesene，α－curcumene，selina－4，7（11）－diene 和β－bisabolene（Govinden *et al.*，2004）。

芳香植物精油同样也用于驱避和用作杀虫剂，Alexander（2003）研究了欧洲 Reticulitermes 植物的抗虫活性，主要活性成分是单萜 α－pinene，β－pinene，limonene 倍半萜 germacrene C，germacrene A，germacrene B，β－selinene，δ－selinene，γ－selinene，（*E*）－β－farnesene，γ－cadinene，geranyl farnesol，nerolidole 和二萜 geranyl linalool，geranyl geraniol 和 geranyl geranial。最近 Gillij（2008）调查了阿根廷 12 种芳香植物精油对蚊子的驱避活性，认为 limonene 和 camphor 为主要活性组分。迷迭香精油在欧洲很多登记用于有机农场防治蚜虫（aphids）、甲虫（beetles）、粉虱（whiteflies）、红蜘蛛（spider mites）、蓟马（thrips）和毛虫幼虫。地中海百里香精油主成分 thymol，carvacrol 和许多单萜也在欧洲获得登记作为有机农场广谱性杀虫剂。丁香精油（clove oil）主成分为 92% eugenol，eugenyl acetate 和 β－caryophyllene 可防治家用节肢害虫、黏虫、蚜虫、蓟马和螨（Dayan *et al.*，2009）。

irdoill　　rotundial　　verbenalin　　环烯醚单萜

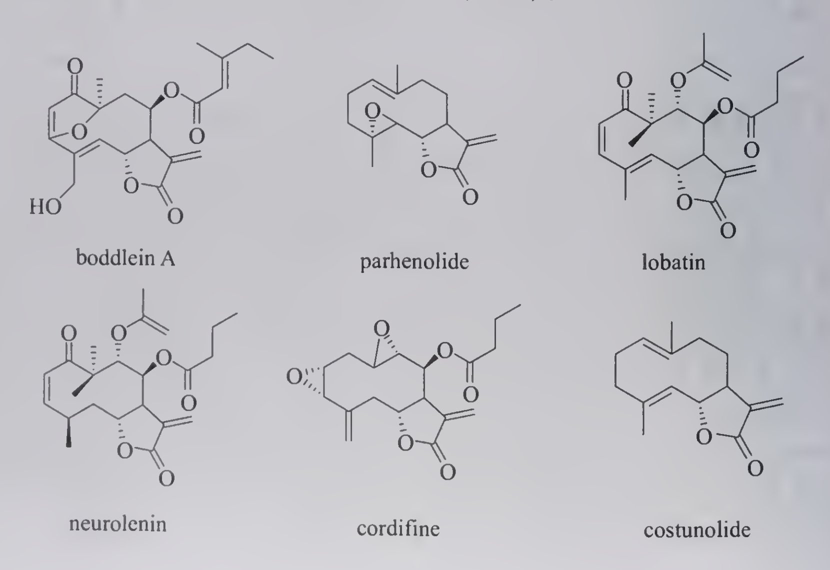
茜草科植物 *Alibertia macrophylla* 中发现 4 种环烯醚单萜化合物（Young *et al.*，1992）。其中 2 种单萜化合物对 *Clardosporium* 菌和 *Aspergillus* 菌有杀菌效果。从植物 *Alberta magna* 分离得到的 verbenalin 对蚊虫有驱避作用（Drewes *et al.*，1998）。从植物车叶复荆（*Vitex rotundifolia*）分离得到的 rotundial 也有很高的蚊虫驱避活性，其活性高于商品 *N*，*N*－diethyl－*m*－toluamide（Watanabe *et al.*，1995）。

植物倍半萜具有杀菌、对昆虫进食的驱避和拒食作用。草椎烷（drimane）倍半萜具有广谱性活性，包括杀菌、植物生长调节、拒食和杀虫活性（Cechinel *et al.*，1998；Christopher *et al.*，2000；Lunde and Kubo，2000；Pongpiriyadacha *et al.*，2003；Malheiros *et al.*，2005）。它们的代表性化合物是 polygodial。warburganal 和 muzigadial 具有杀虫抗菌活性和昆虫拒食活性，而且这些化合物杀虫拒食活性与结构普遍含有 ene－dialdehyde 有关（Taniguchi *et al.*，1984）。

warburganal　　muzigadial　　polygodial　　albicanol

santonin　　costuoide　　argophyllin A　　3-*O*-methyl niveusin A

吉玛烷倍半萜具有拒食杀菌活性，从结构分析这些活性化合物均具有 γ－丁内酯结构。从葵花分离得到的 argophyllin A 显示对玉米黏虫有强烈的昆虫拒食活性（Passreiter *et al.*，1997）。从 *Neurolaena iobata* 分离得到了 10 种吉玛烷内酯倍半萜，其中 parthenolide 表现出最好拒食活性为 80%，buddlein A，neurolenin 和 lobatin 拒食活性分别为 60%，52% 和 52%（Borges *et al.*，1982；Francois *et al.*，1996）。最近从 *Tithia diversifolia* 腺毛分离得到 11 种吉玛内酯倍半萜，对 patch larvae 有拒食活性（Ambrosio *et al.*，2008）。关于这类倍半萜内酯抗菌活性也有不少相关报道，其中 costunolide 对菌刺孢小克银汉霉菌显示低 IC_{50} 值。从心叶厄兰菊分离得到 6 种抗菌吉玛倍半萜内酯，其中 cordifine 立体化学用 X 射线确证（Michael，1981；1984）。有抗菌活性化合物还有 glaucolide 和 scorpiodine（Barrero *et al.*，2000；Meng *et al.*，2001；Yokose *et al.*，2004；Lavault *et al.*，2005）。



boddlein A　　parhenolide　　lobatin

neurolenin　　cordifine　　costunolide

glaucolide　　scorpiodine

愈创木内酯与吉玛烷倍半萜有生源关系，Joanna（2006）从植物 *Rhaponticum pulchrum* 分离得到 9 种愈创木内酯，其中 aguerin B、chlorojanerin 对米象（*Sitophilus granarius*）、谷斑皮蠹（*Trogoderma granarium*）和杂拟谷盗（*Tribolium confusum*）害虫有较好拒食作用，而且多氧代愈创木内酯还有抗菌活性（Meng，2001）。

aguerin B　　chlorojanerin

卫矛科植物中含有较多的倍半萜类化合物，主要有各种 β－二氢沉香呋喃倍半萜型多醇酯。从苦皮藤根皮和雷公藤等植物中分离出近 500 种化合物，除了各种 β－二氢沉香呋喃倍半萜，还分离出含吡啶环大环内酯倍半萜结构，其中确认具有杀虫活性的有近 20 种 β－二氢沉香呋喃倍半萜化合物（Gao *et al.*，2007）。该类化合物主要通过拒食、胃毒和内吸作用影响昆虫的产卵和孵化等生殖行为，在所有倍半萜杀虫活性化合物中，这类化合物活性最为突出。苦皮藤根皮分离得到的 celangulins Ⅱ和Ⅲ在低浓度下就对黏虫显示活性（Wu，1992），而从美登卫矛木（*M. canariensis*）分离得到的两个含 3，13－去氧－β－二氢沉香呋喃倍半萜（Gonzalez *et al.*，1989；1993）则对黏虫显示更强的活性，从 *Orthosphenia mexicana* 分离到含吡啶大环内酯结构 orthosphenin 活性最强，LD_{100} 为 0.01 μg/cm（Gao *et al.*，2007）。

β－二氢沉香呋喃倍半萜

R_1=Nic, R_2=R_3=Ac, R_4=Fu, R_5=Me~Bu
R_1=Nic, R_2=R_3= Ac, R_4=Bz, R_5=Ac
R_1=Nic, R_2=R_3= Ac, R_4=Fu, R_5=Ac

R_1=R_2=R_3=Ac, R_4=R_5=Fu, R_6=*i*-Bu celangulin Ⅱ

R_1=R_2=R_3=R_4=Ac, R_5=Bz, R_6=*i*-Bu celangulin Ⅲ

orthosphenin

菊科植物 *Senecio palmensis* 分离得到的三环倍半萜 silphinenes，对毛虫、土豆甲虫和玉米黏虫表现出很强的拒食活性。用这类三环倍半萜，对照标准 picrotoxinin 化合物 GABA 受体化合物，几乎对所有实验害虫显示拒食活性，可作为重要的筛选拒食实验模式化合物（Azucena *et al.*，1997；2002；Mullin *et al.*，1997；Reina *et al.*，2002）。

silphinenes

其他类型倍半萜还有 eudesmanes，如植物翼茎阔苞菊（*Pluchea sagittalis*）分离得到的 eudesmanes 对草地夜蛾蛹（*Spodoptera frugiperda*）有拒食作用（Nancy *et al.*，2008），从菊科分离得到 eudesmanes 能防治须癣毛癣菌（Portillo *et al.*，2005）。

一些二萜树脂，如松木中松香二萜，主要功能是防御昆虫的侵食。映常山烷（ent－clerodane）和新克罗烷（neoclerodane）均具有拒食杀蛾类活性（Belles *et al.*，1985；Esquivel *et al.*，1989；Cole *et al.*，1990）。豆科细砂仁分离得到的两种常山

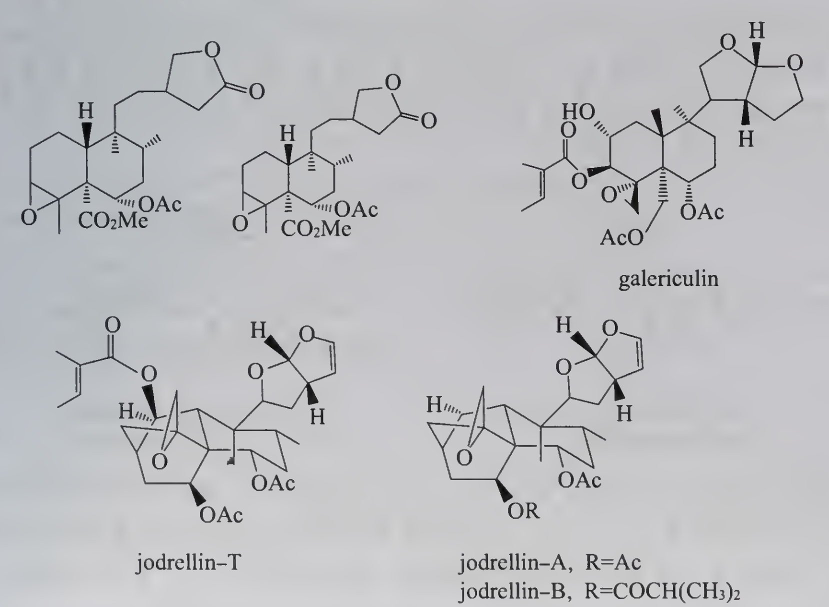
eudesmane-type sesquiterpenoid

烷二萜 A、C 对白蚁有强烈拒食作用(Simmonds *et al.* ,1996),从印度塔树分离得到的常山烷二萜 B 具有重要的杀菌活性,能够抑制黄瓜黑星病菌(*Cladosporium cucumerinum*)(Marthanda *et al.* ,2005)。

A　　B　　C

常山烷二萜

从筋骨草分离得到的三种 jodrellin 二萜,它们在含量 30 μg/g 时对小菜蛾有效。鼠尾草属(*Salvia* spp.)分离得到 23 种映常山烷二萜,确定其中的 8 种化合物对棉贪夜蛾有拒食活性(Bremner *et al.* ,1998)。



一些新克罗烷(neoclerodane)二萜从植物黄芩和筋骨草等属分离得到,实验 29 种化合物 semiatrin,kerlinolide 和 salviarin,其中 15 种在 100 mg/L 时对棉贪夜蛾有拒食活性。从筋骨草分离得到 4 种化合物对六种棉贪夜蛾幼虫呈现重要拒食活性,其中 dehydrosalviarin 在含量 25 μg/g 时抑制率 61%(Esquivel *et al.*,1985;1986;Ferandez *et al.*,1991;Caballero *et al.*,2001)。

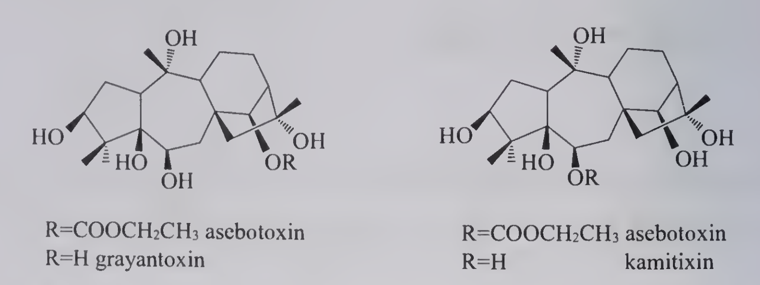
neoclerodane

semiatrin R_1=OH, R_2=H, H, R_3=OH
kerlinolideR_1=H, R_2=OAc, H, R_3=OH

dehydrosalviarin

salviarin R=H
6-hydroxysalviarin, R=OH

从黄杜鹃(*Rhododendron molle*)花中分离的四环二萜化合物闹羊花素 asebotoxin 和 kamitixin 对马铃薯甲虫、杂拟谷盗、草地夜蛾、斜纹夜蛾、美洲斑潜蝇和甜菜夜蛾等也具有强烈的拒食、毒杀和生长发育抑制作用(Klocke *et al.*,1991;Hu *et al.*,1993;Zhong *et al.*,2001)。



R=$COOCH_2CH_3$ asebotoxin
R=H grayantoxin

R=$COOCH_2CH_3$ asebotoxin
R=H kamitixin

植物三萜在农业应用上最引人注目的是四降三萜,主要类型有柠檬苦素类(limonins)和印楝素类。limonin 类按萜烯生物合成,起始于角鲨烯环化生成四环离子,大戟烷型三萜是它们生物合成前体。氧化支链 C-17,导致 4 个碳原子丢失,形成 β-呋喃环,进一步氧化,四个环重排位置和程度不同(A,B,C,D),所以

产生了多种生物活性四降三萜柠檬苦素类结构。柠檬苦素类三萜(limonoids)主要存在于楝科、芸香科和少数苦木科植物。目前已经分离鉴定了300种以上化合物,其中1/3是从印楝(*Azadirachta indica*)和苦楝(*Melia azedarach*)得到,并作为生物农药在害虫防治上得到了广泛应用(Endo *et al.*,2002;Suarez *et al.*,2002;Connolly *et al.*,2003)。

一些从柠檬分离得到的柠檬素相关化合物如limonin、nomilin、obacunone、epilimonol和limonin diospheno能够有效控制土豆甲虫和草地贪夜蛾的生长。作用方式主要是毒杀与拒食,它们对土豆甲虫防治是通过驱避分散,抑制甲虫的产卵,直接影响害虫的再生。Ruberto(2002)等研究了柠檬种子中的天然柠檬苦素类和衍生合成的化合物对草地贪夜蛾的拒食作用和结构活性关系,发现C-7羰基和呋喃环是表现生物活性的重要的官能团。通过呋喃环加氢、呋喃还原成醇和制成肟醚,发现天然的limonin、obacunone和3种合成的类似物在100 mg/L时对草地贪夜蛾有显著的拒食活性($P<0.01$)。这样,进一步开发柠檬苦素类四降三萜生态功能仍然是开发生态化学品研究的热点(Cikman *et al.*,2008)。

limonin　　obacunone

印楝素在1968年从印楝分离得到,印楝为了保护自己产生多种次生代谢物质防御多种害虫侵食,至少目前有9种化合物确定有杀虫、拒食和抑制害虫生长活性。印楝素相关的四降三萜至少能够防治200种农业害虫(Cespedes *et al.*,2000;Simmonds *et al.*,2001;Siddiqui *et al.*,2003;Koul *et al.*,2004)。对印楝素结构与活性关系研究表明,无论对呋喃环22位加氢还是脱酰基,其活性降低,对羟基修饰同样会导致活性降低,保持分子中自由羟基非常必要。如azadirachtins对墨西哥甲虫(*Epilachna varivestis*)生长LC_{50}的值分别为1.66 μg/g,1.30 μg/g,1.57 μg/g和2.80 μg/g(Carpinella *et al.*,2002;2003)。尽管从楝科中依然不断有新的四降三萜结构报道,但是azadirachtin是最重要的。

azadirachtin A　　azadirachtin B

azadirachtin D　　　　azadirachtin E

苦木素(quassinoids)是另外一类降三萜,由于最早从苦木中分离得到,被命名为苦木素。它具有广泛的生物活性,具有抗癌、抗疟和抗炎等医药活性,早期研究主要是研究它的医药应用。在20世纪90年代初发现这一物质具有拒食、杀虫和除草活性。迄今从20种苦木科植物分离鉴定了150多种苦木素类化合物(Guo *et al.*,2005),这类化合物生物合成途径与limonoids类似。

bruceantin R_1=OH, R_2=COCH=C(CH_3)CH(Me)$_2$
isobrucein B R_1=H, R_2=$COCH_3$
bruceanol A R_1=H, R_2=COC_6H_5

brucein E

bruceoside R=COCH—C(CH_3)$_2$
yadanzioside A R=$COCH_2$CH(Me)$_2$
yadanzioside C R=COCH —C(CH_3)C(OH)(CH_3)$_2$
yadanzioside F R=$COCH_3$
yadanzioside C R=COCH=C(CH_3)C(OAc)(CH_3)$_2$

bruceoside B R=COCH(Me)$_2$
yadanzioside B R=$COCH_2$CH(CH_3)$_2$
yadanzioside L R=COCH=C(Me)C(OH)(Me)$_2$

至少有 30 种苦木素化合物具有对三龄幼虫小菜蛾毒杀与拒食作用(Daido *et al.*,1992;1993;1995)。从鸦胆子(*Brucea javanica*)分离得到的 yadanziosides 与 bruceoside 系列化合物显示活性一般在 4 ~ 10 μg/mL,构效关系研究表明,α,β - 不饱和羰基、内酯都是必需的(Shin *et al.*,1985;Fukuyama *et al.*,1993)。苦木素也有杀线虫活性(Watanabe *et al.*,2000),其作用机制是干扰线虫 γ - 氨基丁内酯受体(GABA receptor)(Tadahiko *et al.*,2005)。

葫芦素 B

葫芦素 D

其他对昆虫有活性的三萜还有葫芦素类三萜,葫芦素具有拒食和产卵忌避作用(Chandravadana *et al.*,1987)。葫芦素 B 对日本金龟子、菜豆萤叶甲、科罗拉多金花虫、粉纹夜蛾、黄粉虫、灰色蜚蠊、悬铃木方翅网蝽、桃蚜、玉米螟蛾和甜菜夜蛾等均显示产卵忌避效应。从苦瓜分离得到的葫芦素 D 在 3.25 $\mu g/cm^2$时对非洲菊斑潜蝇有类似作用(Tallamy *et al.*,1997;Mekuria,2005),从肉花雪胆分离得到的 10 种葫芦素类三萜是黑腹果蝇蜕皮激素受体(Dinan *et al.*,1997)。

从马鞭草科分离得到的含溴乌苏酸对米象有毒杀作用(Carlos *et al.*,2005;Tostao *et al.*,2005)。从千屈菜分离得到的乌苏酸三萜 oleanolicacid 能抑制黄瓜黑星病菌,而从粉背南蛇藤(*Celastrus hypoleucus*)分离得到的 pristimerin 和 celastrol 乌苏酸类三萜能够有效防治立枯丝核菌和油茶炭疽病(Croney *et al.*,2008)。从 *Leontodon filii* 得到的三萜 triterpenetetrol,有同样抗菌活性(Luo *et al.*,2005)。

oleanolicacid

triterpenetetrol

含溴乌苏酸

2. 含氮次生化合物

含氮次生代谢产物主要有生物碱、多胺、氰苷和肽等，目前已发现含有生物碱的植物 100 多个科，其中豆科、夹竹桃科、罂粟科、毛茛科、防己科、马钱科、茄科、芸香料、茜草科和石蒜科等大多含生物碱。20% ~30% 高等植物能累积生物碱，茄科和夹竹桃科植物最盛产生物碱，它们中的 60% ~70% 植物含有生物碱。生物碱是植物体氮素代谢的中间产物，是由不同氨基酸衍生来的，尤其包括赖氨酸、酪氨酸和色氨酸。迄今大约有 21 000 种生物碱从植物分离得到，但对其生物化学性质作用的研究不超过 1/10，更少涉及其生态生理性质的研究。近年来研究表明，许多植物生物碱具有对病虫害防御和传导化学通讯的生态功能（Wink，1998；Wink and Twardowski，1992；Fattorusso *et al.*，2007），一些生物碱对人类与动物是剧毒的。

从胡椒分离鉴定出异丁基酰胺生物碱墙草碱、guineensine、pipercide 和 retrofractamide A，其中 retrofractamide A 是一种新的杀虫成分。在 48 h LC_{50} 值的基础上，对淡色库蚊幼虫毒力最强的是 pipercide（0.004 mg/L），对埃及伊蚊幼虫，活性最高的是 retrofractamide A（0.039 mg/L），用 *Aedes rogoi* 幼虫试验 retrofractamide A（0.01mg/L）效果更好（Park *et al.*，2002）。构效关系研究显示，*N* - 异丁基酰胺部分可能在杀蚊虫活性中发挥了关键作用，而亚甲二氧基苯基部分对毒力大小似乎并不重要。这些天然的胡椒异丁基酰胺生物碱可能作为蚊虫控制剂或作为先导化合物（Zahid *et al.*，1998）。从澳洲密茱萸（*Dinosperma erythrococca*）也分离得到 5 种新的 *N* - 异丁基酰胺，对家蝇和烟草蚜虫具有触杀作用，其中 erythococamide A EC_{50} 值分别为 20.2 μg/L 和 74.2 μg/L。从荜拔果分离得到 pipernonaline 对四龄埃及斑蚊（*Aedes aegypti*）LC_{50} 为 0.25 mg/mL（Yang *et al.*，2002），从植物 *Otanthus maritimus* 分离得到的哌啶酰胺也对举腹蚂蚁有触杀活性（Christodoulopoulou，2005）。这些生物碱具有抑制二酰基甘油酰基转移酶活性（Lee *et al.*，2006）。

erythococamide A

pipercide

哌啶酰胺

罂粟科、紫堇科和小檗科存在大量苯并菲啶生物碱，如血根碱（sanguinarine）、小檗碱（berberine）和白屈菜红碱（chelerythrine），这些生物碱不仅对多种农业害虫有毒杀作用，同时也具有杀菌活性（Schmeller *et al.*，1997）。从植物百部中分离得

到两类 13 种结构新颖的吡咯和吡啶百部生物碱，对棉贪夜蛾有强烈毒杀活性，其中 stemofoline、oxystemokerrin 和 didehydrostemofoline 活性最强，EC_{50}值分别为 0.5 μg/L，1.5 μg/L 和0.5 μg/L（Kalteneggera *et al.*，2003）。从百合科苇茎百合属植物分离的藜芦新碱（veratrosine）、藜芦碱 I（veratridine）和西伐丁碱（cevadine）对大猿叶虫家蝇有强烈毒杀作用（Istvan *et al.*，1991）。

stemofoline

oxystemokerrin

didehydrostemofoline

双吡咯生物碱化学生态功能最近为人们所关注，这类生物碱对非寄生昆虫表现拒食和触杀活性。寄生或者已经适应的半翅类和鞘翅类昆虫，则能将这些植物双吡咯生物碱据为己有，以应对捕食者（Clecio *et al.*，2000）。不仅如此，一些含大环内酯的双吡咯生物碱还可以起到细斑灯蛾（*Estigmene acrea*）性信息素作用，引诱雌性交配，繁衍后代。雄性在幼虫阶段进食含有毒的 monoceotalide 吡咯生物碱植物，体内产生氧化酶氧化成单氧生物碱，在其成长过程中不断累积单氧生物碱，在成虫时最高得到 2 500 μg。而那些身体不含单氧生物碱或者低于 500 μg 的，其成长过程中味刷变小，雌性更喜欢与含量高的雄性交配（Hartmann *et al.*，2005）。某些 Lepidoptera 鳞翅目如灯蛾科，在交配过程中，双吡咯 nuptial 生物碱从雄性转移到雌性细斑灯蛾，进一步遗传给卵，发展了系统化学防御，不仅保护自己避免蜘蛛的侵犯，也保护雌性和后代（Meinwald，1990；Conner *et al.*，2000）。这种被植食性昆虫取食，借来用于昆虫的防御物质还有双哌啶烷、双吡咯烷 pyrrolizidine、乌头碱 aconitine和托烷类生物碱（Fattorusso *et al.*，2007）。

含氮化合物还有一类非蛋白氨基酸，目前已发现 700 多种非蛋白氨基酸，其中有 20 多种具有积蓄中毒作用，且大都存在于毒蕈和豆科植物中。它们作为一种“伪神经递质”取代正常的氨基酸，而产生神经毒性防御植食性昆虫（Rosenthal *et al.*，1991；1998；Emmert *et al.*，1998；Wink *et al.*，2003）。如豆科分离得到的 canavanine 和 arginine。

canavanine　　　　arginine

3. 酚类

酚类(phenolics)化合物是另一大类植物次生代谢物质,它们是芳香族环上的氢原子被羟基或功能衍生物取代后生成的化合物。酚类化合物种类繁多,广泛分布于植物体,常以糖苷或糖脂状态积存于液泡中。在酚类化合物中,有决定花和果实颜色的花色素和橙皮素,有构成次生壁重要组成的木质素,也有作为药物的芸香苷(路丁)、肉桂酸和肉桂醇等,在植物化学防御中酚类化合物起着重要作用。

根据芳香环上带有的碳原子数目的不同可将酚类化合物分为简单酚酸类、查尔酮、类黄酮、香豆素、二苯乙烯、木质素和单宁。植物体中的木质素(lignin)数量很大,仅次于纤维素,居有机物的第二位。木质素是植物体重要组成物质,木质素是简单酚类的醇衍生物(如香豆醇、松柏醇、芥子醇、5-羟基阿魏醇)的聚合物,其成分因植物种类而异,例如松柏木质素含有许多的松柏醇,还有一些香豆醇和芥子醇;山毛榉木质素的松柏醇和芥子醇数量相近,而香豆醇则很少;单子叶植物(尤其是禾谷类)的木质素则含有极多的香豆醇。

类黄酮(flavonoid)是两个芳香环被3位碳桥连起来的15碳化合物,根据3-C桥的氧化程度,类黄酮类可分为花色素(anthocyanin)、黄酮(flavone)、黄酮醇(flavonol)和异黄酮(isoflavone)。基本类黄酮骨架会有许多取代基,羟基常位于4,5,7位,它也常带糖,所以大多数类黄酮是葡糖苷(Aron and Kennedy,2008)。羟基和糖增加类黄酮的水溶性,而其他替代物(例如甲酯或修改异戊基单位)则使类黄酮呈脂溶性。单宁是类黄酮的聚合物,可以是二聚,也可以是多聚。类黄酮具有多重的生态功能,植物花和果实大部分呈现的红、淡红、紫和蓝等色都与类黄酮花色素苷有关。鲜艳花色可吸引昆虫而帮助传粉,而鲜艳果实可吸引动物食用而传播种子(Iwashina *et al.*,2003)。类黄酮类也是植物的紫外线保护剂,缺乏查尔酮合酶活性的拟南芥突变体,不产生类黄酮,对紫外线B较野生型敏感,在正常条件下生长极差。如果将紫外线B过滤掉,植物就正常生长(Arencibi *et al.*,2008;Daub *et al.*,2005;Liu *et al.*,2006;Thipyapong *et al.*,2007)。

$R_1, R_2, R_3 = OCH_3$

$R_1, R_2 = OMe, R_3 = H$

$R_1 = OH, R_2, R_3 = H$

黄酮　　　　查尔酮

从鼠麴草分离得到的三种黄酮与查尔酮对棉贪夜蛾拒食活性 ED_{50}值分别 1.1 mol/cm^2,2.0 mol/cm^2,2.5 mol/cm^2和 $3.8\times10^{-7} mol/cm^2$(Morimoto *et al.*,2000)。进一步从鼠麴草分离得到 18 种黄酮 5 种色原酮(Morimoto *et al.*,2003),对棉贪夜蛾拒食实验表明黄酮化合物拒食活性与取代基有关,A 环C-6有取代基活性降低,B 环有羟基活性降低。其中两种化合物活性 ED_{50}值分别为 0.035 $\mu mol/cm^2$,0.098 $\mu mol/cm^2$。

色原酮　　黄酮

异黄酮类属于黄酮类,具有不同的功能,例如鱼藤根中的鱼藤酮(rotenone)有很强的杀虫作用(Lane *et al.*,1987),具有拒食活性,是最早的植物农药。从植物 *Lupinus angustifolius* 分离得到 9 种异黄酮,其中 luteone、licoisoflavone A 和 licoisoflavone B 等对草地螟蜡(*Costelytra zealandica*)和非洲独角虫(*Heteronychus arator*)具有强烈的拒食作用,ED_{95}为 30 μg/mL,而且具有抗菌活性。

luteone　　licoisoflavone A　　licoisoflavone B

合成的橙酮(Morimoto *et al.*,2007)也具有拒食活性,其中化合物对棉贪夜蛾 ED_{50}值为 0.12 $\mu mol/cm^2$。从紫檀属分离得到的紫檀烷(Morimoto *et al.*,2006)homopterocarpin 和 ptercarpin 对棉贪夜蛾拒食活性 ED_{50}分别为 0.14 $\mu mol/cm^2$,0.37 $\mu mol/cm^2$。莎草科(Cyperaceae)得到的香豆素 cyperaquinone、remirol 和 scabequinone 对棉贪夜蛾拒食活性 ED_{50}分别为 1.7×10^{-13},1.3×10^{-13},2.6×10^{-15}(Morimoto *et al.*,1999)。

橙酮　　homopterocarpin　　pterocarpin

cyperaquinone　　remirol　　scabequinone

黄酮类化合物另一个重要生态功能是植株受细菌或真菌侵染后形成的植物防卫素限制病原微生物进一步扩散。最近从植物 *Bauhinia purpurea* 分离鉴定了具有抗菌活性全新结构 bauhinoxepin 系列化合物，其中 bauhinoxepin F 和 C 对白色念珠菌 IC_{50}值为(70 ~ 89) × 10^{-6}(Boonphong *et al.*, 2007)。

bauhinoxepin C　　bauhinoxepin F

木质素是简单酚的聚合物，在植物化学防御中具有杀虫拒食活性(Kubanek *et al.*, 2000; Schroeder *et al.*, 2006; Elfahmi *et al.*, 2007)。从透骨草(*Phryma leptostachya*)鉴定的有抑杀活性的低聚木质素产物 podophyllotoxin、leptostachyol acetate、lignol 和 haedioxan A，其中 leptostachyol acetate 对三种蚊虫 LC_{50}的值分别为 0.41 × 10^{-6}、2.1 × 10^{-6}和 2.3 × 10^{-6}。

podophyllotoxin　　leptostachyol acetate

lignol　　haedioxan A

植物酚类多聚体除了木质素，还有单宁，单宁相对分子质量大多数为 600 ~ 3 000，分为缩合单宁和可水解单宁。缩合单宁是由类黄酮单位聚合而成，相对分子质量较大，是木本植物的组成成分，可被强酸水解为花色素。而可水解单宁是不

均匀的多聚体，含有酚酸（主要是没食子酸）和单糖，相对分子质量较小，易被稀酸水解。单宁有毒，草食动物吃后明显抑制生长。单宁在口腔中与蛋白质结合，有涩味。一些牲畜不愿吃单宁含量高的植物，因为单宁与肠中的蛋白质结合会形成不易消化的蛋白质－单宁复合物。树干心材的单宁丰富，能防止真菌和细菌引起的心材腐败（Francisco *et al.*，1997；Barroso *et al.*，2003；Alonso－Amelot *et al.*，2004）。

4．其他类型植物毒素

楝酰胺类是一类令人关注的植物化学防御物质，它们是从楝属植物 *Aglaia elliptifolia* 中分离得到的一种环戊烷并苯并呋喃类化合物（King *et al.*，1982），现在已有 50 多种类似物被相继从不同的楝属植物中分离得到（李洪森等，2005；Inada *et al.*，2001）。由于楝酰胺具有对多种蛾类害虫强烈毒杀和拒食活性，吸引了许多合成化学家及农药公司的关注。楝酰胺从结构类型上大致可分为 rocaglamide、aglain 和 aglaforbesin 三类，这三类结构的楝酰胺对灰翅夜蛾毒杀活性 LC_{50} 值均低于 10^{-5}，其中 rocaglamide 类活性最强，LC_{50} 值在 $(1\sim2)\times10^{-6}$（Molleyres *et al.*，1999；Dreyer *et al.*，2001；Greger *et al.*，2001）。楝酰胺对棉铃虫同样有很好的防效，其 IC_{50} 值 0.76×10^{-6}，与印楝素相当（Koul *et al.*，2004）。此外有报道楝酰胺类有抗稻瘟霉活性，它们的 EC_{50} 值分别为 rocaglaol，10^{-8}；aglafolin，5×10^{-8}；pannellin，6×10^{-8}；rocaglamide，9×10^{7}；aglaroxin A，1.4×10^{-6}。因此，楝酰胺及其类似物有可能成为一类极为重要的天然杀虫剂。

rocaglamide

	R_1	R_2	R_3
rocaglaol	OCH_3	H	H
aglafolin	OCH_3	H	$-CO_2Me$
	O O (–O–CH₂–O–)		$-CO_2Me$
agaroxin A	O O (–O–CH₂–O–)		$-CONMe_2$
demethyl rocaglamide	OCH_3	H	$-CONHMe$

番荔枝素是番荔枝科植物的主要活性成分，这类化合物结构特点有 35～39 个碳原子，分子中存在四氢呋喃环和尾端有 γ－丁内酯通过碳链相连接。1982 年首次分离得到的 uraricin 具有细胞毒性，是潜在的抗癌药物，引起广泛关注。现已从

番荔枝属植物中分离得到 230 多种番荔枝素，这类化合物还是天然杀虫剂，对多种害虫具有胃毒、拒食和杀卵活性(Mikolajczak *et al.*，1989；Ratnayake *et al.*，1992；Zhao *et al.*，1993；Woo *et al.*，1995)。从巴婆(*Asimina triloba*)分离得到的 aimicin 对墨西哥瓢虫、棉蚜虫和线虫 100% 死亡率浓度分别为 5×10^{-5}，10^{-6}，10^{-7}。squamocin 对棉贪夜蛾马铃薯甲虫桃蚜具有强烈触杀和拒食活性，具有广泛的应用前景。通过触杀幼蚊实验研究其构效关系表明，大多番荔枝素表现杀虫活性，但四氢呋喃相邻羟基愈多活性愈强，存在三个羟基的 bullatacin 和 trilobin 活性最强，它们的 IC_{50} 值分别为 0.1 mg/L，0.67 mg/L(He *et al.*，1997)。番荔枝素作用机制是呼吸毒剂，是通过抑制线粒体 NADH 氧化还原酶，从而阻止呼吸链电子的传递，抑制 ATP 酶(Feras *et al.*，1999)。

annonin 1	R_1=H, R_2=OH, R_3=OH
annonin 2	R_1=R_2=H, R_3=OH
annonin 6	R_1=OH, R_2=OH, R_3=H
squamocin	R_1=R_2=H, R_3=OH
asimicin	R_1=H, R_2=OH, R_3=H
desacetyluvaricin	R_1=R_2=R_3=H

多炔与 α－噻吩是一类作用机制独特的植物毒素，主要从菊科植物分离得到，特别是经过光活化后表现极强杀虫活性，对家蝇和多种水稻害虫有很好防效(Arnason *et al.*，1986；Ahmad and Alam，1995；1996；1998)。α－噻吩与呋喃多炔光激活活性超过 DDT，化合物 α－噻吩烯炔光活化后的活性增加 37 倍。这类化合物在光照下产生超氧自由基，对超氧化物歧化酶、乙酰胆碱酶有抑制活性，对细胞膜有破坏作用，因此对昆虫产生消化、神经、呼吸毒性(Manish *et al.*，2001)。

terthienyl

α-噻吩烯炔

R=H
R=CH_2OH
R=CHO

呋喃多炔

三、结语

植物为了保护自己产生了大量具有防御功能的次生代谢物质，目前已经鉴定

了10万种化合物，讨论次生代谢物质及其生态功能难免以偏概全。实际上人们总是在自觉与不自觉利用植物次生代谢物质应用于植物保护，如烟碱、菊酯和鱼尼丁类已经作为植物农药广泛应用，新烟碱类、除虫菊酯类杀虫剂成为当今杀虫剂的主导产品。虽然鱼尼丁含生物碱化合物毒性很强，但不含氮二萜结构的鱼尼丁类似物对哺乳动物低毒，却对昆虫具有很好的拒食活性（Jefferies *et al.*，1992；Azucena *et al.*，1999）。基于鱼尼丁受体设计的新杀虫剂正在成为新一代农药品种，如2008年拜尔公司两个高效低毒对环境友好的新双酰胺农药（Fill *et al.*，2002；Cordova *et al.*，2006；Chai *et al.*，2007）。

大自然鬼斧神工，充满神奇，植物与动物，植物与病原菌的神秘面纱，经过一批批科学家艰苦卓绝努力正在一步一步地揭开，至少人们已经对物种之间的化学生态关系有了一定的认知。但这仅仅是一个新的起点，因为目前鉴定的植物次生代谢物质中仅有很少一部分的生态功能被认识，绝大多数依然是未知。另一方面，植物次生物质多样化及生物合成途径是植物长期对环境的适应而逐步形成的，尤其是在与病虫害的相互作用中共同进化而成（Agrawal，2007）。随着生态环境的不断变化，植食性动物和病原菌也不断进化，植物必然会产生更加多样化的植物次生代谢物质来应对病虫害，以适应环境。

农业食品关系到人类的生存与健康以及生活质量，通过化学生态学的深入研究能够了解自然，帮助实现病虫害的可持续防治。今后若干年化学合成农药依然是植物保护的主导，但通过化学生态的研究与认知，可以发展生态环境友好的新型农药。其实，植物是最好的化学合成家，它们在与外界胁迫的长期斗争中，合成了大量次生代谢物质，其中许多重要的生物活性物质可为新型农药提供有效的先导化合物，寻找天然产物中的活性物质作为先导化合物，是发展环境相容性农药的必要和有益的途径。农药的生产和使用不能以牺牲环境为代价，而应维持生态平衡，以化学生态为线索开发的农业化学品具有更好的环境相容性，为实现病虫害的有效调控和农业的可持续发展提供了可能。

参考文献

方磊，娄红祥. 2006. 植物抗生素的研究进展. 天然产物研究与开发，18：1 033-1 040.

李洪森，傅滨，李楠，董燕红，覃兆海. 2005. 楝酰胺（rocaglamide）的全合成研究进展. 有机化学，25：141-146.

Abad M. J.，Ansuategui M.，Bermejo P. 2007. Active antifungal substances from natural sources. *Arkivoc*，7：116-145.

Agrawal A. A. 2007. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology and Evolution*，22：103-109.

Aharoni A.，Jongsma M. A.，Bouwmeester H. 2005. Volatile science? Metabolic engineering of terpenoids in plants. *Trends in Plant Science*，10：1 360-1 385.

Ahmad V. U.，Alam N. 1996. Acetylenic thiophene derivatives from *Blumea oblique*. *Phytochemistry*，

42:733-735.

Ahmad V. U. ,Alam N. 1995. New antifungal bithienylacetylenes from *Blumea oblique*. *Journal of Natural Products*,58:1 426-1 428.

Ahmad V. U. ,Alam N. 1998. Acetylenic thiophene from *Blumea oblique*. *Phytochemistry*,49:259-261.

Akatsuka T. ,Kodama O. ,Kat O. H. ,Kono Y. ,Takeuchi S. 1983. 3-Hydroxy-7-oxo-sandaracopimaradiene(Oryzalexin A),a new phytoalexin isolated from rice blast leaves. *Agricultural and biological chemistry*,47:445-447.

Alexander Q. ,Reinhard J. ,Faure R. ,Uva P,Bagnères A. E. ,Georges? M. G. ,Clément J. L. 2003. Interspecific variation in terpenoid composition of defensive secretions of European *Reticulitermes termites*. *Journal of Chemical Ecology*,29:639-653.

Alonso-Amelot M. E. ,Oliveros A. 2004. Phenolics and condensed tannins in relation to altitude in neotropical *Pteridium* spp. :A field study in the *Venezuelan andes*. *Biochemical Systematics and Ecology*,32:969-981.

Alvarez P. P. ,Bishop C. D. ,Pascual M. J. 2001. Antifungal activity of the essential oil of flowerheads of garland *Chrysanthemum*(*Chrysanthemum coronarium*) against agricultural pathogens. *Phytochemistry*,57:99-102.

Ambrosio S. R. ,Oki Y. ,Heleno V. C. G. ,Chaves J. S. ,Nascimento P. G. B. D. ,Lichston J. E. ,Constantino M. G. ,Varanda E. M. ,DaCosta F. B. 2008. Constituents of glandular trichomes of *Tithonia diversifolia*:Relationships to herbivory and antifeedant activity. *Phytochemistry*,69:2 052-2 060.

Andréasson E. ,Jørgensen L. B. ,Höglund A. S. ,Rask L. ,Meijer J. 2001. Different myrosinase and idioblast distribution in *Arabidopsis* and *Brassica napus*. *Plant Physiology*,127:1 750-1 763.

Angioni A. ,Barra A. ,Cereti E. ,Barile D. ,Coisson J. D. ,Arlorio M. ,Dessi S. ,Coroneo V. ,Cabras P. 2004. Chemical composition,plant genetic differences,antimicrobial and antifungal activity investigation of the essential oil of *Rosmarinus officinalis* L. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,52:3 530-3 535.

Angioni A. ,Barra A. ,Coronco V. ,Dessi S. ,Cabras P. 2006. Chemical composition,seasonal variability,and antifungal activity of *Lavandula stoechas* L. ssp. *stoechas* essential oils from stem/leaves and flowers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,54:4 364-4 370.

Anne E. Osbourn A. N. 1996. Preformed antimicrobial compounds and plant defense against fungal attack. *The Plant Cell*,8:1 821-1 831.

Arencibi A. D. ,Bernal A. ,Yang L. 2008. New role of phenylpropanoid compounds during sugarcane micropropagation in Temporary Immersion Bioreactors(TIBs). *Plant Science*,175:487-496.

Arimura G. I. ,Ozawa R. ,Shimoda T. ,Nishioka T. ,Boland W. ,Takabayashi J. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*,406:512-515.

Arnason J. T. ,Philogene B. J. R. ,Berg C. ,Maceachern A. ,Kaminski J. 1986. Phototoxicity of naturally occurring and synthetic thiophene and acetylene analogues to mosquito larvae. *Phytochemistry*,25:1 609-1 611.

Aron P. M. ,Kennedy J. A. 2008. Flavan-3-ols:Nature,occurrence and biological activity. *Molecular Nutrition & Food Research*,52:79-104.

Azucena G. C. ,Gutierrez C. ,Cabrera R. ,Reina M. 1997. Silphinene derivatives:Their effects and modes of action on Colorado potato beetle. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,45:

946-950.

Azucena G. C. , Valencia F. , Martin N. , Hoffmann J. J. , Hutter L. , Marco J. A. , Reina M. 2002. Silphinene sesquiterpenes as model insect antifeedants. *Journal of Chemical Ecology*, 28 : 117-126.

Azucena G. C. , Carmen H. H. , Hans A. , David T. , Braulio M. F. 1999. Selective insect antifeedant and toxic action of ryanoid diterpenes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 47 : 4 419-4 424.

Barrero A. F. , Oltra J. E. , Alvarez M. , Raslan D. S. , Saude D. A. , Akssira M. 2000. New sources and antifungal activity of sesquiterpene lactones. *Fitoterapia*, 71 : 60-64.

Barroso F. G. , Martin T. F. , Paz T. , Alados C. L. 2003. Relationship of *Periploca laevigata* (*Asclepidaceae*) tannins to livestock herbivory. *Journal of Arid Environments*, 53 : 125-135.

Belles X. , Camps F. , Coll. J. 1985. Insect antifeedant activity of clerodane diterpenoids against larvae of *Spodoptera littoralis* (Boisd.). *Journal of Chemical Ecology*, 11 : 1 439-1 445.

Ben F. , Ferenc J. , Osbourn A. 2006. First encounters-deployment of defence-related natural products by plants. *New Phytologist*, 172 : 193-207.

Bennett R. N. , Wallsgrove R. M. 1994. Secondary metabolites in plant defense mechanisms. *New Phytologist*, 127 : 617-33.

Bones A. M. , Rossiter J. T. 2006. The enzymic and chemically induced decomposition of glucosinolates. *Phytochemistry*, 67 : 1 053-1 067.

Boonphong S. , Puangsombat P. , Baramee P. , Mahidol C. , Ruchirawat S. , Kittakoop P. 2007. Bioactive compounds from *Bauhinia purpurea* possessing antimalarial, antimycobacterial, antifungal, anti-inflammatory, and cytotoxic activities. *Journal of Natural Products*, 70 : 795-801.

Borges D. C. J. , Manresa-Ferrero, M. T. 1982. Panama flora. II. New sesquiterpene lactones from *Neurolaena lobata*. *Journal Natural Products*, 45 : 762-765.

Bremner P. D. , Simmonds M. S. J. , Blaney W. M. , Veitch N. C. 1998. Neo-clerodane diterpenoid insect antifeedants from *Ajuga reptans* cv *catlins giant*. *Phytochemistry*, 47 : 1 227-1 232.

Brooks C. J. W. , Watson D. G. 1991. Terpenoid phytoalexins. *Natural Product Reports*, 8 : 367-389.

Bulgakov V. P. 2008. Functions of role genes in plant secondary metabolism. *Biotechnology Advances*, 26 : 318-324.

Caballero C. , Castanera P. , Ortego F. , Fontana G. , Pierro P. , Savonaand G. , Rodríguez B. 2001. Effects of ajugarins and related neoclerodane diterpenoids on feeding behaviour of Leptinotarsa decemlineata and Spodoptera exigua larvae. *Phytochemistry*, 58 : 249-256.

Cardenas N. C. , Zavala M. A. , Aguirre J. R. , Perez C. , Perez S. 2005. Chemical composition and antifungal activity of essential oil of *Chrysactinia mexicana* Gray. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53 : 4 347-4 349.

Carlos R. P. , Matias G. , Jose C. G. 2005. Insecticidal and antifeedant effects of *Junellia aspera* (*Verbenaceae*) triterpenes and derivatives on *Sitophilus oryzae* (*Coleoptera* : *Curculionidae*). *Journal of Stored Products Research*, 41 : 433-443.

Carpinella M. C. , Ferrayoli C. , Valladares G. , Defago M. , Palacios S. 2002. Potent limonoid insect antifeedant from *Melia azedarach*. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 66 : 1 731-1 736.

Carpinella M. C. , Defago M. T. , Valladares G. , Palacios S. M. 2003. Antifeedant and insecticide properties of a limonoid from *Melia azedarach* (Meliaceae) with potential use for pest management. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51 : 369-374.

Cechinel F. V. ,Schlemper V. ,Inheiro A. R. S. 1998. Isolation and identification of active compounds from *Drimys winteri* barks. *Journal of Ethnopharmacology*,62:223-27.

Cespedes C. L. ,Calderon J. S. ,Lina L. ,Aranda E. 2000. Growth inhibitory effects on fall armyworm *Spodoptera frugiperda* of some limonoids isolated from *Cedrela* spp. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,48:1 903-1 908.

Chai B. S,Lin D. ,Liu Y. X,Liu C. L. 2007. Recent advance in novel insecticidal anthranilic diamides. *Agrochemicals*,46:148-153.

Chandravadana M. V. 1987. Dentification of triterpenoid feeding deterrent of red Pumpking Beetles (*Aulacophora foveicollis*) from *Momordica charantia. Journal of Chemical Ecology*,13:1 689-1 694.

Choudhary D. K. ,Johri B. H. ,Prakash A. 2008. Volatiles as priming agents that initiate plant growth and defence responses. *Current Science*,94:595-604.

Christopher S. ,Lunde D. ,Kubo I. 2000. Effect of Polygodial on the Mitochondrial ATPase of *Saccharomyces cerevisiae. Antimicrobial Agents and Chemotherapy*,44:1 943-1 953.

Christodoulopoulou L. , Tsoukatou M. , Tziveleka L. A. 2005. Piperidinyl Amides with Insecticidal Activity from the Maritime Plant *Otanthus maritimus. Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53:1 435-1 439.

Cikman E. ,Kaplan M. 2008. Effects of Azadirachtin a [*Azadirachta indica* a Juss(Meliacea)] on larval serpentine leafminers *Liriomyza cicerina* (Rondani1875) (*Dipetera*:*Agromyzidae*) in Chickpea. *Journal of Applied Sciences Research*,4:1 143-1 148.

Clecio F. K. ,JoseH R. T. 2000. New records of pyrrolizidine alkaloid-feeding insects. Hemiptera and Coleoptera on *Senecio brasiliensis. Biochemical Systematics and Ecology*,28:313-318.

Cole M. D. ,Anderson J. C. 1990. Neo-clerodane insect antifeedants from *Scutellaria galericulata. Phytochemistry*,29:1 793-1 796.

Conner W. E. , Boada R. , Schroeder F. C. , Gonzalez A. , Meinwald J. , Eisner T. 2000. Chemical defense: Bestowal of a nuptial alkaloidal garment by a male moth on its mate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,97:14 406-14 411.

Connolly J. D. ,Hill R. A. 2003. Triterpenoids. *Natural Products Reports*,20:640-659.

Cooper R. M. ,Resende M. L. V. ,Julie F. J. ,Rowan M. G. ,Beale M. H. 1996. Detection and cellular localization of elemental sulphur in disease-resistant genotypes of *Theobroma cacao. Nature*, 379: 159-162.

Cordova D. ,Benner E. A. ,Sacher M. D. ,Rauh J. J. ,Sopa J. S. ,Lahm G. P. ,Selby T. P. ,Stevenson T. M. ,Flexner L. ,Gutteridge S. ,Rhoades D. F. ,Wu L. ,Smith R. M. ,Tao Y. 2006. Anthranilic diamides: a new class ofinsecticides with a novel mode of action, ryanodine receptor activation. *Pesticide Biochemistry and Physiology*,84:196-214.

Cox S. D. ,Mann C. M. ,Markham J. L. ,Bell H. C. ,Gustafson J. E. ,Warmington J. R. ,Wyllie S. G. 2000. The mode of antimicrobial action of the essential oil of *Melaleuca alternifolia* (tea tree oil). *Journal of Applied Microbiology*,88:170-175.

Croney J. C. ,Jameson D. M. 2008. Comparative benzene-induced fatty acid changes in a *Rhodococcus* Species and its benzene-sensitive mutant: possible role of myristic and oleic acids in tolerance. *Journal of Chemical Ecology*,29:2 369-2 378.

Daub M. E. ,Herrero S. ,Chung K. R. 2005. Photoactivated perylenequinone toxins in fungal pathogene-

sis of plants. *FEMS Microbiology Letters*,252:197-206.

Dayan,F. E. , Cantrell, C. L. , Duke, S. O. 2009. Natural products in crop protection. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*,17:4 022-4 034.

Dinan L. ,Whiting P. ,Girault J. P. ,Lafont R. 1997. Cucurbitacins are insect steroid hormone antagonists acting at the ecdysteroid receptor. *Biochemical Journal*,27:643-650.

Drewes S. E. , Marion M. , Horn M. M. , Joseph D. 1998. Enolic iridolactone and other iridoids from *Alberta magna*. *Phytochemistry*,47:991-996.

Dreyer M. ,Nugroho W. ,Bohnenstengell. ,Ebel R. ,Wray V. 2001. New insecticidal rocaglamide derivatives and related compounds from *Aglaia oligophylla*. *Journal of Natural Products*,64:415-420.

Duke S. O. , Canel C. , Rimando A. M. , Tellez M. R. , Duke M. V. , Paul R. N. 2000. Current and potential exploitation of plant glandular trichome productivity. *Advances in Botanical Research*, 31: 121-151.

Dussourd D. E. ,Hoyle A. M. 2000. Poisoned plusiines:toxicity of milkweed latex and cardenolides to some generalist caterpillars. *Chemoecology*,10:11-16.

Elfahmi F. ,Komar R. ,Batterman S. ,Rein B. ,Oliver K. 2007. Lignan profile of piper cubeba,an indonesian medicinal plant. *Biochemical Systematics and Ecology*,35:397-402.

Elizabeth B. 2002. Impact of phyto-oxylipins in plant defense. *Trends in Plant Science*,7:315-322.

Emmert E. A. B. ,Milner J. L. ,Lee J. C. ,Pulvermacher K. L. ,Olivares H. A. ,Clardy J. 1998. Effect of canavanine from alfalfa seeds on the population biology of *Bacillus cereus*. *Applied and Environmental Microbiology*,64:4 683-4 688.

Endo T. ,Kita M. ,Shimada T. ,Moriguchi T. ,Hidaka T. ,Matsumoto, R. ,Hasegawa S. ,Omura M. 2002. Modification of limonoid metabolism in suspension cell culture of citrus. *Plant Biotechnology*, 19:397-403.

Esquivel B. ,Hernandez L. M. ,Cardenas J. 1989. Further entclerodane diterpenoids from *Salvia melissodora*. *Phytochemistry*,28:561-566.

Esquivel B. ,Mendez A. ,Ortega A. ,Sorian-Garcia M. ,Toscano A. 1985. Neo-clerodane-type diterpenoids from *Salvia keerlii*. *Phytochemistry*,24:1 769-1 772.

Fattorusso E. ,Taglialatela O. S. 2007. Modern Alkaloids: Structure, Isolation, Synthesis and Biology. Wiley VCH,USA.

Ferandez M. D. C. ,Esquivel B. ,Mariadel C. F. ,Baldomero E. J. C. ,Ana A. S. ,Ruben A. T. ,Lydia R. H. 1991. Clerodane and aromatic seco-clerodane diterpenoids from *salvia rhyacophua*. *Tetrahedron*,47:7 199-7 208.

Feras Q. ,Alali Q. ,Liu X. X. ,McLaughlin J. L. 1999. Annonaceous acetogenins:recent progress. *Journal of Natural Products*,62:504-540.

Fill M. ,Julio A. ,Copello J. A. 2002. Ryanodine Receptor Calcium Release Channels. *Physiology Reviews*,82:893-922.

Francisco B. ,Novoa F. F. ,Sabut P. 1997. Feeding and digesting fiber and tannins by an herbivorous rodent,*Octodon degus* (*Rodentia*: *Caviomorpha*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 118A: 625-630.

Franco O. L. ,Rigden D. J. ,Francislete. Melo R. 2002. Plant α-amylase inhibitors and their interaction with insect a-amylases structure,function and potential for crop protection. *European Journal of Bio-*

chemistry, 269: 397-412.

Francois G., Passreiter C. M., Woerdenbag H. J., Van Looveren M. 1996. Antiplasmodial activities and cytotoxic effects of aqueous extracts and sesquiterpene lactones from *Neurolaena lobata*. *Planta Medica*, 62: 126-129.

Frank S. 1998. Induced chemical defense in plants. *Angewandte Chemie International Edition*, 37: 1 213-1 216.

Fukuyama Y., Ochi M. 1993. Insect growth inhibitory cardenolide glycosides from *Anodendron affine*. *Phytochemistry*, 32: 297-301.

Gao J. M., Wu W. J., Zhang J. W., Konishic Y. 2007. The dihydro-β-agarofuran sesquiterpenoids. *Natural Products Reports*, 24: 1 153-1 189.

Genichiro A., Christian K., Wilhelm B. 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1 734: 91-111.

Gershenzon J. 1994. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 1 281-1 328.

Gillij Y. G., Gleiser R. M., Zygadlo J. A. 2008. Mosquito repellent activity of essential oils of aromatic plants growing in *Argentina*. *Bioresource Technology*, 99: 2 507-2 515.

Giordani R., Regli P., Kaloustian J., Mikail C., Abou L., Portugal H. 2004. Antifungal effect of various essential oils against *Candida albicans*: Potentiation of antifungal action of Amphotericin B by essential oil from *Thymus vulgaris*. *Phytotherapy Research*, 18: 990-995.

Glenn A. E., Hinton D. M., Yates E., Bacon C. W. 2001. Detoxification of corn antimicrobial compounds as the basis for isolating *Fusarium verticillioides* and some other *Fusarium* species from corn. *Applied and Environmental Microbiology*, 67: 2 973-2 981.

Gonzalez A. G., Andres L. S., Ravelo A. G., Luis J. G., Jimenez I. A. 1989. Minor Constituents from Orthosphenia Mexicana. *Journal of Natural Products*, 52: 1 338-1 341.

Gonzalez A. G., Jimenez I. A., Ravelo A. G., Bazzocchi I. L. 1993. Minor sesquiterpenes from *Maytenus canariensis* with insecticidal and antifeedant activity. *Tetrahedron*, 49: 6 637-6 642.

Govinden J., Magan N., Gurib A., Gauvin A., Smadja J., Kodja H. 2004. Chemical composition and in vitro antimicrobial activities of the essential oils from *Endemic psiadia* species growing in *Mauritius*. *Biological & Pharmaceutical Bulletin*, 27: 1 814-1 818.

Grayer R. J., Harborne J. J. 1994. A survey of antifungal compounds from higher plants. *Phytochemistry*, 37: 19-42.

Greger H., Pacher T., Brem B. 2001. Insecticidal flavaglines and other compounds from *Fijian aglaia* species. *Phytochemistry*, 57: 57-64.

Guo Z., Vangapandu S., Sindelar R. W., Walker L. A., Sindelar R. D. 2005. Biologically active quassinoids and their chemistry: Potential leads for drug design. *Current Medicinal Chemistry*, 12: 173-190.

Hallahan D. L. 2000. Monoterpenoid biosynthesis in glandular trichomes of Labiate plants. *Advances in botanical research*, 31: 77-120.

Harborne J. B. 1999. The comparative biochemistry of phytoalexin induction in plants. *Biochemical Systematics and Ecology*, 27: 335-367.

Hammerschmidt R. 1999. Phytoalexins: what have we learned after 60 years? *Annual Review of Phyto-*

pathology,37:285-306.

Hartmann T. 2007. From waste products to ecochemicals: Fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry*,68:2 831-2 846.

Hartmann T. ,Theuring C. ,Beuerle T. ,Bernays E. A. ,Singer M. S. 2005. Acquisition, transformation and maintenance of plant pyrrolizidine alkaloids by the polyphagous arctiid *Grammia geneura. Insect Biochemistry and Molecular Biology*,59:1 083-1 099.

He K. ,Zeng L. ,Ye Q. ,Shi G. E, Nicholas H. O. ,ZhaoG. X. ,Njoku C. J. ,McLaughlin J. L. 1997. Comparative SAR evaluations of Annonaceous acetogenins for pesticidal activity. *Pesticide Science*, 49:372-378.

Hilker M. , Meiners T. 2002. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. *Entomologia Experimentalis Applicata*, 104:181-192.

Hisashi K. N. , Hiroya K. ,Takeshi I. 2007. UV-induced momilactone B accumulation in rice rhizosphere. *Journal of Plant Physiology*, 164:1 548-1 551.

Holopainen J. K. 2004. Multiple functions of inducible plant volatiles. *Trends in Plant Science*, 9: 529-533.

Hu M. Y. ,Klocke J. A. ,Chiu S. F. ,Kubo I. 1993. Response of insect species to a botanical insecticide, rhodojaponin-III. *Journal of Economic Entomology*,86:706-711.

Hummelbrunner L. A. , Isman M. B. 2001. Acute, sublethal, antifeedant, and synergistic effects of monoterpenoid essential oil compounds on the tobacco cutworm, *Spodoptera litura* (Lep. , Noctuidae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,49:715-720.

Inada A. ,Sorano. T. ,Murata H. ,Inatomt Y. ,Darnaedi D. ,Tsutomu N. 2001. Diamide derivatives and cycloartanes from the leaves of *Aglaia elliptica. Chemical & Pharmaceutical Bulletin*, 49: 1 226-1 228.

Isman M. B. 2000. Plant essential oils for pest and disease management. *Crop Protection*, 19:603-608.

Istvan U. ,Bryan K. E. ,Richard L. G. 1991. Insecticidal activity of various 3-acyl and other derivatives of veracevine relative to the veratrum alkaloids veratridine and cevadine. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,39:1 875-1 881.

Iwashina T. 2003. Flavonoid function and activity to plants and other organisms. *Biological Science in Space*, 17:24-44.

Jefferies P. R. ,Toia R. F. ,Brannigan B. ,Pessah I. ,Casida J. E. 1992. Ryania insecticide: analysis and biological activity of 10 natural ryanoids. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 40:142-146.

Joanna C. ,Gerard N. ,Wanda K. 2006. Antifeedant properties and chemotaxonomic implications of sesquiterpene lactones and syringin from *Rhaponticum pulchrum. Biochemical Systematics and Ecology*, 34:862-867.

Jonathan G. ,Natalia D. 2007. The function of terpene natural products in the natural world. *Nature Chemistry Boilogy*,3:843-847.

Kalteneggera E. ,Brema B. ,Mereiter K. ,Kalchhauser H. ,Hofer O. ,Vajrodayad S. ,Gregera H. 2003. Insecticidal pyrido[1,2-a]azepine alkaloids and related derivatives from *Stemona* species. *Phytochemistry*,63:803-816.

Khan Z. R. ,Ampong-Nyarko K. ,Chiliswa P. ,1997. Intercropping increases parasitism of pests. *Na-*

ture,388:631-632.

Khan Z. R., Pickett J. A., Van den Berg J. 2000. Exploiting chemical ecology and species diversity: stem borer and striga control for maize and sorghum in Africa. *Pest Management Science*, 56: 957-962.

King M. L., Chiang C. C., Ling H. C., Fujita E., Ochiai M., McPhail A. T. 1982. X-Ray crystal structure of rocaglamide, a novel antileulemic 1H-cyclopenta[b]benzofuran from *Aglaia elliptifolia. Journal of the Chemical Society, Chemical Communications*, 1 150-1 151.

Klocke J. A., Hu M. Y., Chiu S. F., Kubo I. 1991. Grayanoid diterpense insect antifeedants and insecticides from *Rhododendron molle. Phytochemistry*, 30:1 797-1 800.

Kodama O., Suzuki T., Miyakawa J., Akatsuka T. 1988. Ultraviolet-induced accumulation of phytoalexins in rice leaves. *Agricultural and Biological Chemistry*, 52:2 469-2 473.

Konarev A. V. 1996. Interaction of insect digestive enzymes with plant protein inhibitors and host-parasite co-evolution. *Euphytica*, 92:89-94.

Kordali S., Cakir A., Mavi A., Kilic H., Yildirim A. 2005. Screening of chemical composition and antifungal and antioxidant activities of the essential oils from three *Turkish artemisia* species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53:1 408-1 416.

Koroleva O. A., Davies A., Deeken R., Thorpe M. R., Tomos A. D., Hedrich R. 2000. Identification of a new glucosinolate-rich cell type in *Arabidopsis* flower stalk. *Plant Physiology*, 124:599-608.

Koul O., Singh G., Singh R., Daniewski W. M., Berlozecki S. 2004. Bioefficacy and mode-of-action of some limonoids of salannin group from *Azadirachta indica* A. Juss and their role in a multicomponent system against lepidopteran larvae. *Journal of Bioscience*, 29:409-416.

Kubanek J., Fenical W., Hay M. E., Brown P. J. 2000. Two antifeedant lignans from the freshwater macrophyte *Saururus cernuus. Phytochemistry*, 54:281-287.

Lane G. A., Sutherland R. W., Skipp R. A. 1987. Isoflavonoids as insect feeding deterrents and antifingal components from foot of *Lupinus angustifolius. Journal of Chemical Ecology*, 13:771-783.

Lavault M., Landreau A., Larcher G., Bouchara J. P., Pagniez F., Le Pape P., Richomme P. 2005. Antileishmanial and antifungal activities of xanthanolides isolated from *Xanthium macrocarpum. Fitoterapia*, 76:363-366.

Lee S. W., Rho M. C., Park H. R. 2006. Inhibition of diacylglycerol acyltransferase by alkamides isolated from the fruits of *Piper longum* and *Piper nigrum. Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54:9 759-9 763.

Liu C. J., Deavours B. E., Richard S. B. 2006. Structural basis for dual functionality of isoflavonoid *O*-methyltransferases in the evolution of plant defense responses. *The Plant Cell*, 18:3 656-3 669.

Lunde C., Kubo I. 2000. Effect of polygodial on the mitochondrial ATPase of *Saccharomyces cerevisiae. Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, 44:1 943-1 953.

Luo D. Q., Wang H., Tian X., Shao N. J., Liu J. K. 2005. Antifungal properties of pristimerin and celastrol isolated from *Celastrus hypoleucus. Pest Management Science*, 61:85-90.

Maleck K., Lawtont K. 1998. Plant strategies for resistance to pathogens. *Current Opinion in Biotechnology*, 9:208-213.

Macias F. A., Galindo J. L. G., Galindo J. C. G. 2007. Evolution and current status of ecological chemistry. *Phytochemistry*, 68:2 917-2 936.

Malheiros A. , Filho V. C. , Schmitt C. B. , Yunes R. A. , Escalante A. , Laura S. L. , Zacchino S. , Monache F. D. 2005. Antifungal activity of drimane sesquiterpenes from *Drimys brasiliensis* using bioassay-guided fractionation. *Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences* ,8 :335-339.

Manish N. ,Papu C. ,Harish P. 2001. Alpha-terthienyl: A plant-derived new generationinsecticide. *Current Science* ,81 :667-672.

Marthanda M. , Subramanyan M. , Hima M. , Annapurna J. 2005. Antimicrobial activity of clerodane diterpenoids from *Polyalthia longifolia* seeds. *Fitoterapia* ,76 :336-339.

Meinwald J. 1990. Alkaloids and isoprenoids as defensive and signalling agents among insects. *Pure Applyed Chemistry* ,62 :1 325-1 328.

Mekuria D. B. ,Kashiwagi S. ,Tebayshi S. I. ,Kim C. S. 2005. Cucurbitane triterpenoid oviposition deterrent from *Momordica charantia* to the leafminer, *Liriomyza trifolii*. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* ,69 :1 706-1 710.

Meng J. C. ,Hu Y. F. ,Chen J. H. ,Tan R. X. 2001. Antifungal highly oxygenated guaianolides and other constituents from *Ajania fruticulosa*. *Phytochemistry* ,58 :1 141-1 145.

Michael J. Begley L. C. , Mary W. L. , Ambrose C. K. , Asafu M. 1981. Germacranolides of *Erlangea cordifolia*: structure and absolute stereochemistry of cordifene and cordifene 4 ,15-oxide by X-ray and spectrosopic methods. *Journal of the Chemical Society Perkin Trans* ,1 :2 702-2 709.

Michael J. , Begley L. C. , Mary W. L. , Ambrose C. K. , Asafu M. 1984. Germacranolides of *Erlangea cordifolia*: Isolation and structures of cordifolia-54 ,-55 ,-P2 , and-31 by spectral and X-ray methods. *Journal of the Chemical Society Perkin Trans* ,1 :819-824.

Mikolajczak K. L. ,McLaughlin J. L. ,Rupprecht J. K. 1989. Control of pests with Annonaceous acetogenins. *U. S. Patent* No. 4 ,855 ,319.

Molleyres L. P. ,Bacher A. R. ,Winkler T. 1999. Bioactive compounds from neem tissue cultures and screening against insects. *Pesticide Science* ,55 :486-503.

Morimoto M. ,Fujii Y. ,Komai K. 1999. Antifeedants in Cyperaceae: coumaran and quinones from *Cyperus* spp. *Phytochemistry* ,51 :605-608.

Morimoto M. ,Fukumoto H. ,Hiratani M. ,Chavasiri W. ,Koma K. 2006. Insect antifeedants, pterocarpans and pterocarpol in heartwood of *Pterocarpus macrocarpus kruz*. *Bioscience ,biotechnology and biochemistry* ,70 :1 864-1 868.

Morimoto M. ,Fukumoto H. ,Nozoe T. ,Hagiwara A. ,Komai K. 2007. Synthesis and insect antifeedant activity of aurones against *Spodoptera litura* larvae. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* ,55 : 700-705.

Morimoto M. ,Tanimoto K. ,Sachiko Nakano S. ,Ozaki T. ,Ayako N. A. ,Koichiro K. K. 2003. Insect antifeedant activity of flavones and chromones against *Spodoptera litura*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* ,51 :389-393.

Morimoto M. ,Sumiko K. S. ,Komai K. 2000. Insect Antifeedant Flavonoids from *Gnaphalium affine* D. Don. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* ,48 :1 888-1 891.

Morimoto M. ,Suemori K. ,Moriwaki J. ,Taura F. ,Tanaka H. ,Aso M. ,Tanaka M. ,Suemune H. ,Shimohigashi Y. 2001. Morphine metabolism in the opium poppy and its possible physiological function. *Journal of Biological Chemistry* ,276 :38 179-38 184.

Morrissey J. P. ,Osbourn A. N. 1999. Fungal Resistance to Plant Antibiotics as a Mechanism of Patho-

genesis. *Microbiology & Molecular Biology Reviews*,63:708-724.

Mullin C. A. ,Azucena G. C. ,Gutierrez C. ,Reina M. 1997. Antifeedant effects of some novel terpenoids on *Chrysomelidae* beetles: Comparisons with alkaloids on an alkaloid-adapted and a non-adapted species. *Journal of Chemical Ecology*,23:1 851-1 866.

Nakatani M. ,Abdelgaleil S. A. ,Saad M. M. ,Huang R. C. ,Doe M. ,Iwagawa T. 2004. Phragmalin limonoids from *Chukrasia tabularis*. *Phytochemistry*,65:2 833-2 841.

Nancy V. ,Rosana M. ,Manuel G. S. ,Yoshinori A. ,Alicia B. 2008. Eudesmanes from *Pluchea sagittalis*. Their antifeedant activity on *Spodoptera frugiperda*. *Phytochemistry*,69:1 689-1 694.

Niemann G. J. 1993. The anthranilamide phytoalexins of the Caryophyllaceae and related compounds. *Phytochemistry*,34:3 19-328.

Ninkovic V. ,Olsson U. ,Pettersson J. 2002. Mixing barley cultivars affects aphid host plant acceptance in field experiments. *Entomologia Experimentalis Applicata*,102:177-182.

Osbourn A. E. 1996a. Preformed antimicrobial compounds and plant defense against fungal attack. *The Plant Cell*,8:1 821-1 831.

Osbourn A. 1996b. Saponins and plant defence-a soap story. *Trends in Plant Science*,1:4-9.

Osbourn A. ,Qi X. Q. ,Townsend B. ,Qin B. 2003. Dissecting plant secondary metabolism-constitutive chemical defences incereals. *New Phytologist*,159:101-108.

Park J. K. ,Lee S. G. ,Shin S. C. ,Park J. D. ,Young J. 2002. Larvicidal activity of isobutylamides identified in *Piper nigrum* fruits against three mosquito species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,50:1 866-1 870.

Passreiter C. M. ,Isman M. B. 1997. Antifeedant bioactivity of sesquiterpene lactones from neurolaena lobata and their antagonism by γ-aminobutyric acid. *Biochemical Systematics and Ecology*,25:371-377.

Pedras M. S. C. ,Chumala P. B. ,Suchy M. 2003. Phytoalexins from *Thlaspi arvense*,a wild crucifer resistant to virulent *Leptosphaeria maculans*: structures,syntheses and antifungal activity. *Phytochemistry*,64:949-956.

Pedras M. S. C. ,Sorensen J. L. 1998. Phytoalexin accumulation and antifungal compounds from the crucifer wasabi. *Phytochemistry*,49:1 959-1 963.

Pedras M. S. C. ,Suchy M. 2005. Detoxification pathways of the phytoalexins brassilexin and sinalexin in *Leptosphaeria maculans*: Isolation and synthesis of the elusive intermediate 3-formylindolyl-2-sulfonic acid. *Organic & Biomolecular Chemistry*,3:2 002-2 007.

Pedras M. S. C. ,Suchy M. ,Ahiahonu P. W. K. 2006. Unprecedented chemical structure and biomimetic synthesis of erucalexin,a phytoalexin from the wild crucifer *Erucastrum gallicum*. *Organic & Biomolecular Chemistry*,4:691-701.

Pettersson J. ,Ninkovic V. ,Ahmed E. 1999. Volatiles from different barley cultivars affect aphid acceptance of neighbouring plants. *Acta Agriculturae Scandinavica. Section B. Soil and Plant Science*,49:152-157.

Pichersky E. ,Gershenzon J. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology*,5:237-243.

Pickett J. A. ,Michael A. B. ,Bruce T. J. A. ,Chamberlain K. ,Gordon-Weeks R. ,Matthes M. C. ,Napier J. A. ,Smart L. E. ,Woodcock C. M. 2007. Developments in aspects of ecological phyto-

chemistry:The role of cis-jasmone in inducible defence systems in plants. *Phytochemistry*, 68: 2 937-2 945.

Pongpiriyadacha Y., Matsuda H., Morikawa T., Asao Y., Yoshikawa N. 2003. Protective effects of polygodial on gastric mucosal lesions induced by necrotizing agents in rats and the possible mechanisms of action. *Biological & Pharmaceutical Bulletin*, 26:651-657.

Portillo A., Vila R., Freixa B., Ferro E., Parello T., Casanova, J., Canigeral S. 2005. Antifungal sesquiterpene from the root of *Vernonanthura tweedieana*. *Journal of Ethnopharmacology*, 97:49-52.

Prajapati V., Tripathi A. K., Aggarwal K. K., Khanuja S. P. S. 2005. Insecticidal, repellent and oviposition-deterrent activity of selected essential oils against *Anopheles stephensi*, *Aedes aegypti* and *Culex quinque fasciatus*. *Bioresource Technology*, 96:1 749-1 757.

Purrington C. B. 2000. Costs of resistance. *Current Opinion in Plant Biology*, 3:305-308.

Ratnayake S., Rupprecht J. K., Potter W. M., McLaughlin J. L. 1992. Evaluation of various parts of the paw paw tree, *Asimina triloba* (Annonaceae) as commercial sources of the pesticidal *Annonaceous acetogenins*. *Journal of Economic Entomology*, 85:2 353-2 356.

Rawlings N. D., Barrett A. J. 1993. Evolutionary families of peptidases. *Biochemistry Journal*, 290:205-218.

Reina M., Matthias N., Omar S., Juan C. O., Azucena G. C. 2002. C-5-Substituted antifeedant silphinene sesquiterpenes from *Senecio palmensis*. *Journal of Natural Products*, 65:448-453.

Richard A. D. 2001. Natural products and plant disease resistance. *Nature*, 411:843-847.

Rosa E. A. S., Rodrigues P. M. F. 1999. Towards a more sustainable agriculture system: the effect of glucosinolates on the control of soil-borne diseases. *Journal of Horticult Science. Biotechnology*, 74: 667-674.

Rosenthal G. A, Dahlman D. L. 1991. Studies of L-canavanine incorporation into insectan lysozyme. *Journal of Biological Chemistry*, 266:15 684-15 687.

Rosenthal G. A., Nkomo P., Dahlman D. L. 1998. Effect of Long-Chained Esters on the Insecticidal Properties of l-Canavanine. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 46:296-299.

Ruberto G., Renda A., Tringali C., Napoli E. M., Simmonds M. S. 2002. Citrus limonoids and their semisynthetic derivatives as antifeedant agents against *Spodoptera frugiperda* larvae: A structure-activity relationship study. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50:6 766-6 774.

Ryan C. A., Pearce G. 1998. Systemin: a polypeptide signal for plant defensive genes. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 14:1-17.

Salgueiro L. R., Piato E., Goncalves M. J. 2004. Chemical composition and antifungal activity of the essential oil of *Thymbra capitata*. *Planta Medica*, 70:572-576.

Sales M. P., Gerhardt I. R., Grossi-de-SaÂ M. F., Xavier-Filho J. 2000. Do legumes storage proteins play a role in defending seeds against *bruchids*? *Plant Physiology*, 124:515-522.

Schmeller T., Latz B., Wink M. 1997. Biochemical activities of berberine, palmatine and sanguinarine mediating chemical defence against microorganisms and herbivores. *Phytochemistry*, 44:257-266.

Schroeder F. C., Campo M. L. D., Jacqualine B. 2006. Pinoresinol: A lignol of plant origin serving for defense in a caterpillar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103: 15 497-15 501.

Schulz M., Wieland I. 1999. Variation in metabolism of BOA among species in various field communi-

ties-biochemical evidence for co-evolutionary processes in plant communities. *Chemoecology*, 9: 133-141.

Segura A., Moreno M., Madueno F., Molina A., Garcia-Olmedo F. 1999. Snakin-1, a peptide from potato that is active against plant pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 12: 16-23.

Sharan M., Goro Taguchi G., Gonda K, Jouke T., Shimosaka M., Nobuaki Hayashida N., Okazaki M. 1998. Effects of methyl jasmonate and elicitor on the activation of phenylalanine ammonia-lyase and the accumulation of scopoletin and scopolin in tobacco cell cultures. *Plant Science*, 132: 13-19.

Shin Y., Toshiro S., Shin Y., Toshiro S., Masami I., Takahiko T., Takeyoshi T., Tadashi H. 1985. Constituents of Seeds of *Brucea javanica*. Structures of New Bitter Principles Yadanziolides A, B, C, Yadanziosides F, I, J, and L. *Bulletin of the Chemical Society of Japan*, 58: 2 673-2 679.

Sicker D., Frey M., Schulz M., Gierl A. 2000. Role of natural benzoxazinones in the survival strategy of plants. *International Review of Cell & Molecular Biology*, 198: 319-346.

Siddiqui B. S., Afshan F., Gulzar T., Sultana R., Naqvi S. N., Tariq R. M. 2003. Tetracyclic triterpenoids from the leaves of *Azadirachta indica* and their insecticidal activities. *Chemical & Pharmaceutical Bulletin*, 51: 415-417.

Simmonds M. S. J., Wally M. 1996. Effect of Clerodane-Type Diterpenoids Isolated from *Salvia* spp. on the Feeding Behaviour of *Spodoptera littoralis*. *Pesticide Science*, 47: 17-23.

Simmonds M. S., Stevenson P. C., Porter E. A., Veitch N. C. 2001. Insect antifeedant activity of three new tetranortriterpenoids from *Trichilia pallida*. *Journal of Natural Products*, 64: 1 117-1 120.

Sonboli A., Salehi P., Yousefzadi M. 2004. Antimicrobial activity and cemical cmposition of the esential oil of *Nepeta crispa* Willd. from Iran. *Zeitschrift fur Naturforsch*, 59: 653-656.

Suarez L. E. C., Menichini F., Monache F. D. 2002. Tetranortriterpenoids and dihydrocinnamic acid derivatives from *Hortia colombiana*. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 13: 339-344.

Tadahiko K., Jua X. L., Sayaka F., Hiroyuki H. 2005. Nematocidal quassinoids and bicyclophosphorothionates: a possible common mode of action on the GABA receptor. *Pesticide Biochemistry and Physiolog*, 81: 176-187.

Tallamy D. W., Stull J., Ehresman N. P., Gorski P. M., Mason C. E. 1997. Cucurbitacins as feeding and oviposition deterrents to insects. *Environmental Entomology*, 26: 678-683.

Taniguchi M., Adachi T., Oi S., Kimura A., Katsumara S., Isoe S., Kubo I. 1984. Structure-activity relationship of the warburgia sesquiterpene dialdehydes. *Agricultural and Biological Chemistry*, 48: 73-78.

Thipyapong P., Stout M. J., Attajarusit J. 2007. Functional analysis of polyphenol oxidases by antisense/sense technology. *Molecules*, 12: 1 569-1 595.

Tomiyama K., Sakuma T., Ishizaka N., Sato N., Katsui N., Takasugi M., Masamune T. 1968. New antifungal substance isolated from resistant potato tuber tissue infected by pathogens. *Phytopathology*, 58: 115-116.

Tostao Z., Nonoha J. P., Cabrita E. J., Medeiros J., Justino J., Bermejo J., Rauter A. P. 2005. A novel pentacyclic triterpene from *Leontodon filii*. *Fitoterapia*, 76: 173-180.

Tundis R., Statti G. A., Conforti F., Bianchi A., Agrimonti C., Sachetti G., Muzzoli M. 2004. Antibacterial and antifungal activity of *Senecio inaequidens* DC. and *Senecio vulgaris* L. *Phytotherapy*

Research, 18:777-779.

Turk F. M. 2006. Saponins versus plant fungal pathogens. *Journal of Cell and Molecular Biology*, 5:13-17.

Vlastimil H. 1989. Isoprenoids as natural products with a wide variety of function. *Russian Chemical Reviews*, 58:1 004-1 009.

Von R. U., Hüttl R., Lottspeich F., Gierl A., Frey M. 2001. Two glucosyltransferases are involved in detoxification of benzoxazinoids in maize. *Plant Journal*, 28:633-642.

Watanabe I., Koike K., Satou T., Nikaido T. 2000. Nematocidal activity of quassinoids against a species of Diplogastridae. *Biological & Pharmaceutical Bulletin*, 23:723-726.

Wink M. 1998. Alkaloids: biochemistry, ecology and aedicinal application//Robert E., Wink M. *Chemical Ecology of Alkaloids*. New York: Plenum Press.

Wink M., Twardowski T. 1992. Allelochemical properties of alkaloids: effects on plant, bacteria and protein biosynthesis//Rizvi J. H., Rizivi V. *Alleopathy: Basic and Applied Aspects*. London: Chapman Hall.

Wink M., Mohamed G. I. A. 2003. Evolution of chemical defense traits in the Leguminosae: mapping of distribution patterns of secondary metabolites on a molecularphylogeny inferred from nucleotide sequences of the *rbcL* gene. *Biochemical, Systematics and Ecology*, 31:897-917.

Wittstock U., Gershenzon J. 2002. Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. *Current Opinion in Plant Biology*, 5:1-8.

Wittstock U., Lichtnow K. H., Teuscher E. 1997. Effects of cicutoxin and related polyacetylenes from *Cicuta virosa* on neuronal action potentials: a comparative study on the mechanism of the convulsive action. *Planta Medica*, 63:120-124.

Woo, M. H., Zeng L., McLaughlin J. L. 1995. Asitribin and asiminenins A and B, novel bioactive annonaceous acetogenins from the seeds of *Asimina triloba*. *Heterocycles*, 41:1 731-1 742.

Wu W. J., Tu Y. Q., Liu H. X., Zhu J. B. 1992. Celangulins Ⅱ, Ⅲ, and Ⅳ: New insecticidal sesquiterpenoids from *Celastrus angulatus*. *Journal of Natural Products*, 55:1 294-1 298.

Yang Y. C., Lee S. G., Lee H. K., Kim M. K., Lee S. H., Lee H. S. 2002. A piperidine amide extracted from *Piper longum* L. fruit shows activity against *Aedes aegypti* mosquito larvae. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50:3 765-3 767.

Yokose T., Katamoto K., Park S., Matsuura H., Yoshihara T. 2004. Anti-fungal sesquiterpenoid from the root exudate of *Solanum abutiloides*. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 68: 2 640-2 645.

Young M. C. M., Braga M. R., Dietrich S. M. C., Gottlieb H. E., Trevisan L. M. V. 1992. Fungitoxic non-glycosidic iridoids from *Alibertia macrophylla*. *Phytochemistry*, 31:3 433-3 435.

Zagrobelny M., Baka S., Rasmussen A. V., Jorgensen B., Naumannc C. M., Moller L. 2004. Cyanogenic glucosides and plant-insect interactions. *Phytochemistry*, 65:293-306.

Zahid L., Thomas G. H., Martin J. R., Roger D. W., Peter G. W. N. 1998. Insecticidal Isobutylamides from *Dinosperma erythrococca*. *Journal of Natural Products*, 61:614-619.

Zhao G. X., Rieser M. J., Hui Y. H., Miesbauer L. R., Smith D. L., McLaughlin J. L. 1993. Biologically active acetogenins from the stem bark of *Asimina triloba*. *Phytochemistry*, 33:1 065-1 073.

Zhong G. H., Hu M. Y., Weng Q. F., Ma A. Q., Xu W. S. 2001. Laboratory and evaluations of extracts

from Rhododendron molleowers as insect growth regulator to imported cabbageworm, *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae). *Journal of Applied Entomology*, 125: 563-569.

Zwenger S., Basu C. 2008. Plant terpenoids: applications and future potentials. *Biotechnology and Molecular Biology Reviews*, 3: 1-7.

微生物毒素与诱导植物抗性

第 18 章

余柳青[1]

摘　要

细菌、放线菌、真菌和病毒等微生物通过次生代谢途径产生的微生物毒素被广泛研究，并开发成微生物农药应用于作物病虫草害的防治和植物生长调节。如防治农业害虫的放线菌阿维链霉菌(*Streptomyces avermitilis*)产生的阿维菌素(B_1组分)和细菌苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)毒素(δ-内毒素)，防治农作物病害的放线菌吸水链霉菌井冈变种(*Streptomyces hygroscopicus* var. *jinggangensis*)产生的井冈霉素(A组分)和真菌禾长蠕孢菌(*Helminthosporium gramineum* Rabenh f. sp. *echinochloae*)毒素(ophiobolin A)，防治杂草的放线菌吸水链霉菌(*Streptomyces hygroscopicus*)SF-1293产生的双丙氨酰膦(bialaphos)、真菌禾长蠕孢菌毒素和细菌黑腐病菌(*Xanthomonas capestris*)毒素，诱导植物抗性的海洋链霉菌(*Streptomyces* spp.)F-1013毒素壳聚糖、枯草芽孢杆菌(*Baccillus subtilis*)NK1毒素、哈茨木霉(*Trichoderma harziarum*)毒素和草酸青霉(*Penicillium oxalicum*)P-O-41毒素等。这些毒素的作用机理各异，阿维菌素干扰害虫神经生理活动，苏云金芽孢杆菌δ-内毒素经溶解、酶解活化、与受体结合、插入、形成孔洞或离子通道，导致细胞膨胀解体和昆虫死亡。井冈霉素A诱导植物防御反应相关酶的活性升高，从而激发水稻抗病性防卫反应的表达。ophiobolin A抑制植物钙调蛋白(CaM)和叶绿体蛋白运输，双丙氨酰膦抑制谷氨酰胺的合成，黑腐病菌侵染杂草后产生黏稠的多糖物质使导管堵塞，从而防治杂草。微生物毒素使植物几丁质酶、β-1,3-葡聚糖酶、纤维素酶和过氧化物酶等酶活性升高，从而诱导植物产生抗性。

---

① 中国水稻研究所，杭州 310006，E-mail：liuqyu53@yahoo.com.cn

前言

微生物包括属于原核类的细菌、放线菌、支原体、立克次氏体、衣原体和蓝细菌(过去称蓝藻或蓝绿藻),属于真核类的真菌(酵母菌和霉菌)、原生动物和显微藻类,以及属于非细胞类的病毒、类病毒和朊病毒等,其中与生命活动关系最密切、普遍被研究和开发的主要是细菌、放线菌、真菌和病毒。

微生物的代谢有分解代谢和合成代谢。分解代谢是指复杂的有机物分子通过分解代谢酶系的催化,产生简单分子、腺苷三磷酸(ATP)形式的能量和还原力(H)的作用。合成代谢与分解代谢正好相反,是指在合成代谢酶系的催化下,由简单小分子、ATP 形式的能量和(H)形式的还原力一起合成复杂大分子的过程。分解代谢的功能在于保证正常合成代谢的进行,而合成代谢又反过来为分解代谢创造了更好的条件,两者相互联系,促进了生物个体的生长繁殖和种族的繁衍发展。微生物的合成代谢类型,有生物固氮,各种结构大分子、细胞贮藏物和次生代谢产物的生物合成等(周德庆,1993)。可见微生物次生代谢产物的生物合成属于微生物的合成代谢。

微生物毒素主要是指细菌、放线菌、真菌和病毒等通过合成代谢途径产生的次生代谢物质。由放线菌产生的次生代谢物质被称为抗生素(antibiotic),由植物病原真菌产生的次生代谢物质被称为植物毒素(phytotoxin),由细菌产生的次生代谢物质被称为毒素(toxin)或分别称为内毒素(endotoxin)和外毒素(exotoxin)。微生物毒素被广泛研究和开发成微生物农药,应用于作物病虫草害的防治和植物生长调节。微生物农药具有化学结构较简单、容易降解、对环境无污染的突出优势。

某些微生物毒素对植物具有激活抗病功能,诱导植物产生新的、广谱的系统抗性,这类微生物毒素可称为微生物源植物抗病激活剂,且具有与其他植物抗病激活剂相同的作用机理。植物抗病激活剂的诱导除了可以引起植物富含羟脯氨酸糖蛋白(HRGP)的变化,导致木质素在细胞壁沉积,使植物形成物理防御机制外,经植物抗病激活剂诱导后的植株能导致内源水杨酸(SA)的累积、形成氧化激增,植物局部细胞程序化死亡而产生过敏反应(HR)。植物抗病激活剂诱导后产生的抗病信号经内源信号传导物质水杨酸、茉莉酸(JA)、乙烯和一氧化氮(NO)可传导到达整个植株,经过一系列抗病相关基因的调控和表达引起寄主防御酶系如苯丙氨酸解氨酶(PAL)、$\beta-1,3-$葡聚糖酶($\beta-1,3-$glucanase)、几丁质酶(chitinase)、过氧化物酶(POX)等以及抗病物质如木质素与植保素等的变化及病程相关蛋白(PRP)的调控与表达(范志金等,2005)。

一、微生物毒素防治农业害虫

1. 放线菌抗生素防治农业害虫

1950 年首次报道放线菌抗生素防治农业害虫,即抗霉素 A(antimycin A)的杀虫、杀螨作用(Kido and Spyhalski,1950)。20 世纪 70 年代初日本筛选出杀螨素

(tetranactin),并于70年代末正式投产(万金精,1985)。20世纪70年代末至80年代初研究和开发成功的阿维菌素(avermectin)可有效防治多种农作物害虫,被称为农业生产中最有潜力的抗生素(Bury *et al.*,1979)。

中国最早报道放线菌抗生素的研究和开发是浙江农业科学院的杀蚜素(陈传盈等,1980),相继问世的还有上海农药研究所开发的浏阳霉素,上海农业科学院植物保护研究所开发的韶关霉素(匡开源等,1983),江西农业大学开发的南昌霉素和梅岭霉素(欧阳谅等,1984)。自1996年我国首次生产阿维菌素原药(董建华和庄占兴,1999)以来,该产品的研究和开发取得了较大进展,2006年我国有8家企业生产,年生产能力达到1 193吨原药(何晓明等,2007)。

抗霉素A是一种抗真菌的抗生素,有6种组分:A1~A6,均为白色结晶。在酸性条件下稳定,对光和热不太稳定。除对真菌有抑制作用外,抗霉素A对家蝇、红蜘蛛等有良好的杀虫效果,50~100 mg/L抗霉素A防治蚜虫,死亡率达85%~98%,10 mg/L的抗霉素A可以使得红蜘蛛在24 h内全部被杀死。抗霉素A对哺乳动物和鱼类的毒性很高,小白鼠皮下注射LD_{50}为25 mg/kg体重,对金鱼的LC_{50}为0.01 mg/L(万金精,1985)。抗霉素A的作用机理是干扰电子传递系统,阻碍还原型辅酶Q-细胞色素c还原酶作用部位(陈国相,1982)。

杀螨素是20世纪70年代从一株金色链霉菌中分离得到的,它的纯品为微黄色梭形结晶,结构为大环四内酯类化合物,与杀螨素相似的大环四内酯类化合物还有monactin、dinactin、trinactin和nonactin。其中nonactin无杀螨活性,但有抗细菌和原虫的活性,其余的和杀螨素一样具有杀螨活性(赵永贵,1995)。杀螨素对光、热、酸、碱都很稳定,日光照射10 d,或60℃保持15 d,pH 2~13范围内均不失活,易溶于醇、丙酮、乙酸乙酯等有机溶剂,几乎不溶于水(万金精,1985)。杀螨素的杀螨活性很高,棉红叶螨的LC_{50}为4.8 mg/L,三点叶螨为9.4 mg/L,苹果红蜘蛛为2.2 mg/L。杀螨素作用于动物细胞的细胞膜,使细胞膜受到损伤造成细胞内物质的泄露,导致螨类死亡。它对脊椎动物的毒性很低,小白鼠口服LD_{50}为1 500 mg/kg体重,对植物的毒性也很低,在喷施浓度为1 000 mg/L时,对幼年苹果、柑橘和茶树都不会发生药害。

阿维菌素(avermectin)是由阿维链霉菌(*Streptomyces avermitilis*)产生的一组结构相似的大环内酯类抗生素,原始菌株由日本北里研究所(Kitasato Institute)从日本静冈县伊东市川奈地区的土壤样品中分离得到。以后该菌被送到美国默克(Merck)公司作进一步研究,产品由默克公司开发成功(Bury *et al.*,1979)。阿维菌素有8种组分,其中杀虫效果最好的是B_1组分(也称为abamectin)。阿维菌素B_1对螨类有很高的杀虫活性,LC_{90}为0.02~0.03 mg/L,并且对许多农作物害虫有杀虫活性,包括鳞翅目、鞘翅目、半翅目、双翅目、膜翅目和同翅目的害虫。大田试验证实,阿维菌素B_1对烟草天蛾的LC_{90}为0.02 mg/L,对马铃薯甲虫的LC_{90}为0.2 mg/L,对亚热带黏虫的LC_{90}为6.0 mg/L,对棉铃虫的LC_{90}为1.5 mg/L,对粉蚊夜蛾的LC_{90}为1.0 mg/L,对豆无网长管蚜的LC_{90}为0.4 mg/L。通过对阿维菌素衍生

物的杀虫活性研究，发现一种十分有希望的衍生物是 4″－脱氧－4″－表甲氨基阿维菌素 B_1，该衍生物对粉蚊夜蛾的毒力提高了 71.4 倍，LC_{90} 为 0.014 mg/L，对烟草天蛾的毒力提高了 6.6 倍，LC_{90} 为 0.003 mg/L(Fisher,1991)。阿维菌素的杀虫机制是干扰害虫神经生理活动，主要作用是通过刺激虫体以加强 γ－氨基丁酸(GABA)的释放，从而阻断运动神经信号的传递过程，使害虫中央神经系统的信号不能被运动神经元所接受，当螨类成虫、若虫和昆虫幼虫与阿维菌素接触后即出现麻痹症状，不活动、不取食，2～4 d 后死亡(张玉勋等,1998)。

杀蚜素是浙江省农科院微生物研究所于 1972 年从浙江天目山的竹林土壤中分离到的一株浅灰链霉菌杭州变种(*Streptomyces griseolus* var. *hangzhouensis*)产生的杀虫抗生素(陈传盈等,1980)。杀蚜素是中国首次报道的一种杀虫抗生素，曾广泛用于防治棉蚜、烟蚜、棉红蜘蛛、苹果红蜘蛛等，在有效杀蚜浓度范围内对食虫瓢虫、草蛉、食蚜蝇、蚜茧蜂、食虫蜘蛛等天敌较为安全。杀蚜素的化学结构与从 *Streptomyces mobaraensis* 的菌丝体中分离获得的杀蝶素 piericidin 相似，与杀蝶素 A 基本相同。

韶关霉素(shaoguanmycin)是上海农业科学院植物保护研究所于 1979 年从广东韶关地区土壤中分离得到的一株浅黄链霉菌(*Streptomyces yces flaveolus* var. *shaoguanensis n.* var.)产生的，对螨和蚜虫等有较好的杀虫作用(匡开源等,1983)。韶关霉素存在于菌丝体中，经分离纯化得到 A、B、C、D 和 E 五个组分，其中 A 和 B 组分有强烈的杀虫活性，并对土曲霉、米曲霉、产黄青霉、新隐球酵母等有较强的抑制作用，A 组分的杀虫活性比 B 组分高，产毒素量也高于 B 组分。韶关霉素为高毒抗生素杀虫剂，小白鼠的 LD_{50}，A 组分为 17.67 mg/kg 体重，B 组分为 4.09 mg/kg 体重。虽然韶关霉素纯品急性毒性高，但使用浓度低、降解快、残留低。通过对韶关霉素 A 四种衍生物的紫外、红外、核磁共振氢谱的分析，确定韶关霉素 A、B 分别与杀蝶素 A_3 和 A_1 相同，韶关霉素 A 与杀蝶素 A_3 具有相同的平面结构(吴世昌,1992)。

浏阳霉素(liuyangmycin)是上海农药研究所研究和开发的杀虫抗生素，属大环四内酯类化合物，有 A、B、C 三个组分，其中 C 组分的杀螨活性最高，其理化性质和生物活性与杀螨素(tetranactin)相同。浏阳霉素是一种低毒、低残留的广谱杀螨剂，对环境污染轻微，对天敌昆虫安全，并且对抗性螨类仍然有效(赵永贵,1995)。

南昌霉素(nanchangmycin)和梅岭霉素(meilingmycin)是江西农业大学筛选出的杀虫抗生素，产生菌是一株分离自江西农业大学校园内油菜根际的南昌链霉菌(*Streptomyces nanchangensis n.* sp.)(欧阳谅等,1984)。南昌链霉菌的发酵液中含有多个活性组分，其中 A、B、C、D 杀蚕力较强，A、B 已获得纯品结晶，A 组分为一聚醚类抗生素，被命名为南昌霉素(nanchangmycin)。南昌霉素对革兰氏阳性菌有较强抗菌活性，对家蚕 LC_{50} 为 73 μg/mL。B 组分的杀虫活性高于 A 组分，是南昌链霉菌产生的最重要的杀虫物质。B 组分为无色片状结晶，它是一种十六元大环内酯类化合物，母核与阿维菌素相同，但有一个侧链不同，B 组分被命名为梅岭霉

素(meilingmycin)。梅岭霉素质量浓度为0.25 mg/L时,可100%杀死2龄家蚕,用初步提纯的梅岭霉素对30多种昆虫和螨类进行杀虫试验,证明有广谱杀虫特性,其中叶螨、蚜虫、甘薯天蛾、玉带凤蝶、扁刺蝗和黏虫对梅岭霉素最敏感。另外梅岭霉素对线虫的作用也很强,5 mg/L时可100%杀死小杆线虫。

2. 细菌毒素防治农业害虫

杀虫细菌主要来自芽孢杆菌科(Bacteriaceae)、假单胞菌科(Pseudomonadaceae)、肠杆菌科(Enterobacteriaceae)、乳杆菌科(Lactobacillaceae)和微球菌科(Micrococcaceae)等细菌类群。细菌杀虫剂具有独特的作用方式和杀虫机理,它通过营养体、芽孢在虫体内的繁殖以及通过产生生物活性蛋白毒素等途径来致死目标害虫(李林,1998)。目前已知的杀虫细菌有100多种,但被研制成产品并投入使用的主要是苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*, Bt)、球形芽孢杆菌(*Bacillus sphaericus*)、日本金龟子芽孢杆菌(*Bacillus popilliae*)和缓病芽孢杆菌(*Bacillus lentimorbus*)等。

1938年世界上第一个苏云金芽孢杆菌制剂sporeine在法国问世,从而掀开了苏云金芽孢杆菌杀虫剂生产的序幕。目前,全世界有100多个品种的苏云金芽孢杆菌杀虫剂被注册登记。

苏云金芽孢杆菌(*B. thuringiensis*)的分类,自1962年开始用鞭毛抗原的血清学反应将苏云金芽孢杆菌划分为6个血清型以来,1972年又将其分为12个血清型,15个血清型亚种;1981年为19个血清型,25个血清型亚种;1992年为34个血清型,43个血清型亚种;1994年为40个血清型,54个血清型亚种(Dai,1994)。我国分离的血清型亚种有云南亚种(subsp. *yunnanensis*),血清型20ab、玉米螟亚种(subsp. *ostriniae*),血清型8ac、山东亚种(subsp. *shandongiensis*),血清型22和华中亚种(subsp. *huazhongensis*),血清型40(喻子牛等,1996)。

该菌的杀虫活性成分是多种杀虫毒素,通常分为α-外毒素、β-外毒素、γ-外毒素及δ-内毒素四种类型。近年来人们又进一步从该菌发酵上清液中分离出vips和具协同毒性作用的zwittermicin A等活性成分。在这些杀虫活性成分中,δ-内毒素(亦称为杀虫晶体蛋白)是最主要的,也是被研究得最充分的一类毒素。δ-内毒素的专一性很强,根据杀虫范围和基因序列的同源性可分为两类:一类是Cry,在活体和离体条件下只对鳞翅目、双翅目或鞘翅目幼虫有毒,这是主要的一类。另一类是Cyt,活体条件下只对双翅目幼虫有毒,离体条件下具广谱性。Cry毒素又可分为四种类型,CryⅠ对鳞翅目幼虫有毒,CryⅡ对鳞翅目和双翅目均有毒,CryⅢ对鞘翅目有毒,CryⅣ对双翅目有毒(Hofte and Whiteley,1989)。

在各类杀虫晶体蛋白中,具杀鳞翅目幼虫活性的CryⅠ类是人们最早认识的一类杀虫晶体蛋白质。其中CryⅠA的相对分子质量为135×10^3,由一个保守的N端(第28~282位氨基酸)、一个中间高度可变的区域(第283~461位氨基酸)及一个部分保守的C端(第462~610位氨基酸)组成,其中N端和中间可变

区域已被证实与杀虫毒力相关，而 C 端则与毒力关系不大(Entwistle *et al.*，1993)。

苏云金芽孢杆菌 Cry I 类的伴胞晶体进入敏感的鳞翅目昆虫的中肠后，在中肠碱性条件下(pH > 10)二硫键断开，伴胞晶体溶解成原毒素(protoxin)。进一步在中肠胰蛋白酶的作用下，去掉了原毒素的 C 端，并从 N 端降解 28 ~ 30 个氨基酸，从而形成一种相对分子质量为$(65 \sim 75) \times 10^3$的稳定的毒素核心片段(toxic core fragment)，这是原毒素的激活形式。激活后的毒素核心片段与中肠上皮细胞上的特异受体相结合，并把毒素插入到该细胞膜上形成离子通道，导致渗透平衡破坏，虫体发生肿胀并裂解(Gill *et al.*，1992)。

我国苏云金芽孢杆菌(Bt)杀虫剂的研究开始于 20 世纪 50 年代。至 90 年代湖北 Bt 研究开发中心、华中农业大学、中国科学院武汉病毒研究所、河北农业科学院和南开大学等保存自行分离的近万个 Bt 菌株，主要分离自土壤及死虫尸体。其中 MP - 342、YBT - 1520、YH - 8A、Tm13 - 14、Bt Ken - Ag 及 Bt8010 菌株对鳞翅目昆虫有较强的毒杀力。本世纪初，我国已登记和生产的 Bt 杀虫剂品种有 2 000 IU/μL、4 000 IU/μL 和 8 000 IU/μL 的悬浮剂，8 000 IU/mg、16 000 IU/mg 和 32 000 IU/mg 的可湿性粉剂，剂型化产品的质量达到国际水平(杨自文等，2000)。

苏云金芽孢杆菌 δ - 内毒素的作用过程要经溶解、酶解活化、与受体结合、插入、孔洞或离子通道形成五个环节。δ - 内毒素被昆虫取食后，在昆虫中肠内溶解为前毒素，经中肠蛋白酶水解，释放出活力片段。活力片段穿过围食膜，与中肠上皮细胞刷状缘膜的受体结合，进一步插入膜内，形成孔洞或离子通道，引起离子渗漏，水随之进入中肠细胞，导致细胞膨胀解体(张继红等，1998)。

二、微生物毒素防治农作物病害

杀菌抗生素主要有灭瘟素(blasticidin)、春雷霉素(kasugamycin)、米多霉素(mildiomycin)、多马霉素(natamycin)等(高菊芳，2001)。我国研制成功并在生产上推广应用的抗生素杀菌剂有：井冈霉素、公主岭霉素、多效霉素、庆丰霉素、农抗 120、武夷菌素、中生菌素、宁南霉素和华光霉素等。

1. 井冈霉素(jinggangmycin)

井冈霉素是由吸水链霉菌井冈变种(*Streptomyces hygroscopicus* var. *jinggangensis*)发酵产生的水溶性农用抗生素，该菌株是从我国井冈山地区土壤样品中分离获得的，其活性成分为井冈霉素 A。井冈霉素由上海市农药研究所自 20 世纪 70 年代研究和开发成功，30 多年来一直是防治水稻纹枯病(*Rhizoctonia solani*)的当家品种，20 世纪 90 年代的年产量达到 3 000 ~ 4 000 吨(以原药计)，年产值 4 亿多元，年使用面积 1 000 多万公顷。2005 年在农业部取得登记的井冈霉素产品共有 58 个，剂型有水剂和水溶性粉剂等。目前，井冈霉素发酵生产水平已达到 17 000 ~ 18 000 mg/L(有效成分)。井冈霉素对哺乳动物毒性极低，对小白鼠的 LD_{50} 为 10 000 mg/kg 以上，在环境中易分解，对有益生物及水生动物均无显著毒性(沈寅

初,1996)。

井冈霉素 A 对水稻纹枯病菌的作用机理研究结果显示,井冈霉素 A 具有对病原菌和寄主植物双重作用的特性,能够持续诱导植物防御反应相关酶——过氧化物酶(POD)和苯丙氨酸解氨酶(PAL)的活性增高,从而激发水稻抗性防卫反应的表达(张穗等,2001)。

上述结论来源于以下试验结果:(1)在含 500 μg/mL 井冈霉素 A 的 PDA 培养基上,对水稻纹枯病菌的菌丝生长抑制率为 74.1%,而在田间水稻植株上 50 μg/mL 井冈霉素 A 喷洒后 7 天和 14 天的防效即可分别达到 77.4% 和 76.7%,即药剂在 PDA 培养基上的理论抑制作用只有田间活体植株上对病菌实际作用效果的 1/10。通过比较井冈霉素 A 对田间水稻植株防治水稻纹枯病的效果与室内相应药剂抑制率的比值可以明显看出,1 μg/mL 处理的比值最高,且持久稳定;而 5 μg/mL、15 μg/mL、25 μg/mL 和 50 μg/mL 处理的比值均随着用药时间的推移而降低,即药剂浓度越高,田间防效与室内响应药剂浓度抑菌率的比值越低。这表明并非药剂浓度越高对水稻植株体产生的作用越强。喷药后 21 d 防病效果均急剧下降,除 1 μg/mL 井冈霉素 A 处理的防效下降较慢外,药剂浓度越高,防效下降越明显。由此可以得出两个结论:一是药剂在植株体内的抑菌作用和诱导水稻植株防御纹枯病的效率有一定时间限制;二是表明并非药剂的浓度越高防效越稳定持久。(2)对 1 μg/mL 井冈霉素 A 处理水稻的植株未喷药部位的叶鞘进行过氧化物酶(POD)活性测定,结果表明其酶活性在药剂处理后 1 d 即可比对照增加,以后 3、7、14、21 和 28 d 后均较对照植株明显增加,其中在施药后 3 d 酶的活性增加最明显。对苯丙氨酸解氨酶(PAL)的活性测定结果表明,其酶活性也是在处理后各天均较对照明显增加,其中也是在施药后 3 d 酶活性增加达到最高峰,以后酶活性呈下降趋势。研究中发现在室内培养基上不能有效抑制病原菌生长的 1 μg/mL 井冈霉素 A 可以在水稻未喷药的叶鞘部位产生防御水稻纹枯病的作用,且能够持续诱导过氧化物酶(POD)和苯丙氨酸解氨酶(PAL)的活性增高,由此证明该药剂具有激发水稻抗性防卫反应表达的特性。

2. 长川霉素(chuangchuanmycin)

长川霉素是吸水链霉菌广西变种(*Streptomyces hygroscopicus* var. *guangxicus*)SPRI-2098 经过发酵生产获得的,该菌由上海农药研究所于 1999 年从广西梧州地区土壤样品中分离获得,并经微波及亚硝基胍联合诱变,多次选育而成,具有自主知识产权(刘刚,2005)。

长川霉素的化学名称为 1-(2-乙酰基哌啶-1-基)-2-{6-[7-乙基-10,12-二羟基-14-(4-羟基-3-甲氧基环己基)-1-甲氧基-3,5,11,13-四甲基-8-氧十四烷-5,13-二烯]-2-羟基-5-甲氧基-3-甲基四氢吡喃-2-基}-1,2-乙二酮(陶黎明等,2002)。

王磊等(2004)研究了长川霉素的发酵条件。发酵培养基组分为淀粉 4%、葡萄糖 1%、黄豆饼粉 2.5%、酵母膏 0.2%、NaCl 0.2%、K_2HPO_4 0.005%,pH7.2,

250 L发酵罐装量 160 L,实罐 121℃灭菌 20 min。取 10 mL 发酵液,2 500 r/min 离心 10 min,去除上清液,将菌体用 80% 丙酮浸泡,待菌体收缩后用 HPLC 法测其活性组分效价,采用费林热滴定法测定还原糖,采用甲醛滴定法测定氨基氮。结果表明,供发酵用的菌种在种子培养基中培养的菌龄在 36 ~40 h 的发酵单位和发酵周期之比最为经济,接种量以 5% ~10% 最佳。较优的搅拌速度是在发酵前期的48 h 搅拌速度为 200 r/min,然后逐步提高至 400 r/min。最优空气流量,发酵初期为 0.6 vvm,中期为 1.0 vvm,后期控制在 0.6 vvm;溶氧控制在 30% 以上。

长川霉素目前由浙江海正化工有限公司与上海农药研究所共同开发,1% 长川霉素乳油已取得农药临时登记。该杀菌剂对黄瓜灰霉病、玉米小斑病、菌核病和白粉病等多种真菌病害有较好的防治效果,可广泛用于草莓、番茄和黄瓜等经济作物,可替代多菌灵、甲基托布津和速克灵等抗性严重的化学杀菌剂。动物急性毒性试验结果表明,经口长川霉素原药为中毒,1% 长川霉素乳油为低毒,经皮均属低毒,对皮肤无刺激性,对眼睛 1% 乳油有轻度至中度刺激性(姜书凯,2008),无致畸、致癌、致突变作用(刘刚,2005)。

3. 禾长蠕孢菌毒素防治稻纹枯病

段桂芳等(2006)和 Duan 等(2007)研究了禾长蠕孢菌毒素对稻纹枯病的防治潜力。供试菌株为禾长蠕孢菌稗草专化型(*Helminthosporium gramineum* Rabenh f. sp. *echinochloae*, HGE)菌株,由中国水稻研究所从广西南宁感病稗草植株上分离获得(余柳青等,2005)。单孢分离该菌株,接种于稗草种子,培养 10 d 后分装于无菌的 1.5 mL Eppendorf 管中,4℃保存备用。水稻纹枯病菌由中国水稻研究所植病组提供,4℃ PDA 斜面保存备用。

HGE 对纹枯病菌的抑制活性测定:取 1 粒长有 HGE 菌种的稗草种子接种于 PDA 平板中央,28℃黑暗培养 7 d;纹枯病菌种也在同样条件下活化培养 2 d。用打孔器取经过活化的 HGE 菌块(直径 7 mm)接种于新鲜 PDA 平板的一边,28℃黑暗培养 2 d。然后在该平板上距离 HGE 菌落边缘约 1 cm 处接种同样大小的纹枯病菌块,28℃黑暗培养 2 d,在空白 PDA 平板上接种纹枯病菌块作为对照,测定抑菌带及 HGE 对纹枯病菌的抑制率。HGE 发酵液的制备:取已活化的 HGE(直径 7 mm)菌块接种于装有 50 mL 马铃薯葡萄糖液体培养基(PDB)的 250 mL 三角瓶中,25 ~28℃黑暗静置培养 14 d,4 层灭菌纱布过滤将菌丝体和发酵液分开,滤液用 0.22 μm 微孔滤膜过滤得无菌发酵液,4℃保存备用。粗毒素的制备,培养 14 d 后的禾长蠕孢菌液体培养物用 4 层纱布分离菌丝体和发酵液,发酵液在 40℃下减压浓缩至原体积的一半,用等体积乙酸乙酯分三次萃取,合并萃取相后减压浓缩;菌丝体用适量乙酸乙酯浸提三次,合并有机相后减压浓缩,并与发酵液萃取物合并得到粗毒素。发酵液抑菌活性测定。用熔化并冷却至 45 ~50℃的 PDA 培养基将发酵液稀释 5 ×,10 ×,20 ×,40 ×,80 ×,160 ×,在直径 9 cm 培养皿内加入 20 mL 含发酵液的 PDA 培养基制成平板,对照为空白 PDA 平板。从培养 2 d 的纹枯病菌菌落边缘取直径 7 mm 菌块接种于上述平板中央,28℃培养 24 h,用十字交叉法测

菌落直径,并计算抑制率。各处理 3 次重复,试验重复 2 次。

HGE 粗毒素抑菌活性测定:取粗毒素 20 mg,ophiobolin A 5 mg,分别用微量 DMSO 溶解,加水调节粗毒素质量浓度为 4 mg/mL,ophiobolin A 质量浓度为 1 mg/mL(含 0.1% DMSO),0.22 μm 微孔滤膜过滤得无菌毒素溶液。用熔化并冷却至 45 ~50℃的 PDA 培养基调节粗毒素分别为 200 μg/mL,100 μg/mL,50 μg/mL,25 μg/mL,10 μg/mL,ophiobolin A 毒素质量浓度分别为 50 μg/mL,25 μg/mL,10 μg/mL,5 μg/mL 和 1 μg/mL(2.5 μmol/L)。对照 PDA 培养基内加入 2.5 mL 0.1% DMSO 水溶液。另设井冈霉素(5%)有效成分 200 μg/mL,100 μg/mL,50 μg/mL,25 μg/mL,10 μg/mL 为对照。

HGE 对纹枯病菌的抑菌带距离达(8.2 ±0.24)mm,相对抑制率达 83.5% ±1.15%。随着培养时间的延长,纹枯病菌菌丝在 HGE 远端缓慢生长蔓延,而在 HGE 菌菌落周围形成抑菌圈,并且比对照推迟 5 天形成纹枯病菌菌核。实验结果显示 HGE 菌能在 PDA 培养基上产生抑制纹枯病菌生长的毒素,从菌落对峙试验初步看出 HGE 菌具一定的生防潜力。HGE 发酵液对纹枯病菌有较强的抑制作用,10 倍稀释的发酵液的抑菌率可达 80% 以上,随着稀释倍数增加,抑制作用下降,但在 40 倍稀释后仍有 60% 以上的抑菌率。HGE 粗毒素及其主要活性物质 ophiobolin A 对纹枯病菌菌丝生长抑制率显著高于井冈霉素处理,粗毒素在 100 ~200 μg/mL 处理对纹枯病菌的抑制率达到 88.7% ~100%,ophiobolin A 则在 10 ~25 μg/mL 处理对纹枯病菌的抑制效果达到 85.9% ~100%,而对照 5% 井冈霉素 200 μg/mL 处理对纹枯病菌的抑制率仅为 45.2%。

三、微生物毒素防治杂草

放线菌、病原真菌、病原细菌和病毒均产生除草活性物质,这些物质可开发为微生物除草剂。

1. 放线菌抗生素防治杂草

由链霉菌产生的茴香霉素(anisomycin)能强烈抑制稗草和马唐,通过分子结构的剖析,首次人工合成了除草剂甲氧苯酮(methoxyphenone),它破坏敏感植物的叶绿素合成,是优良的蔬菜地和稻田除草剂。它易被生物降解,无残留问题(Duck and Lydon,1989)。

双丙氨酰膦(bialaphos)是由吸水链霉菌(*Streptomyces hygroscopicus*)SF - 1293 经过发酵产生的,化学名称 4 -[羟基(甲基)膦酰基] - L - 高丙氨酰 - L - 丙氨酰 - L - 丙氨酸,是第一个商品化抗生素除草剂,20 世纪 80 年代初由日本明治制果公司开发成功。双丙氨酰膦分子式为 $C_{11}H_{22}N_3O_6P$,相对分子质量为 323.3,它的钠盐分子式为 $C_{11}H_{21}N_3NaO_6P$,相对分子质量为 345.3。双丙氨酰膦钠盐为无色粉末,熔点约 160℃,易溶于水,在土壤中失去活性。原药对兔眼睛和皮肤无刺激作用,对大鼠无致畸诱变及致癌作用。

双丙氨酰膦属膦酸酯类除草剂,是谷氨酰胺合成抑制剂,常用于非耕地和果园

等防除一年生和某些多年生杂草，使用剂量为有效成分 1～3 kg/hm^2。双丙氨酰膦抑制植物体内谷氨酰胺合成酶，导致氨的积累，再抑制光合作用中的光合磷酸化，它在土壤中的半衰期（DT_{50}）为 20～30 d。

双丙氨酰膦是一种生物激活除草剂，它被杂草吸收后代谢成 L－2－氨基－4－（羟基）甲基氧膦基丁酸，这是分子的植物毒性部分。根据上述特性，赫斯特公司于 20 世纪 90 年代初采用化学合成路线开发成功草铵膦（glufosinate），商品名也叫巴斯达（Basta 或 Buster 等），分子式为 $C_5H_{12}NO_4P$，其铵盐分子式为 $C_5H_{15}N_2O_4P$，化学名称分别为 4－［羟基（甲基）膦酰基］－D，L－高丙氨酸和 4－［羟基（甲基）膦酰基］－D，L－高丙氨酸铵。草铵膦易溶于水，对光稳定，在土壤中的半衰期（DT_{50}）小于 10 d。草铵膦属膦酸类除草剂，也是谷氨酰胺合成抑制剂，是非选择性触杀除草剂，适用于非耕地和果园等，使用剂量为有效成分 1～2 kg/hm^2，可有效防除单子叶和双子叶杂草。

日本科学家 Satoshi Omura 和 Yuzuru Iwai（1964）从土壤样品中分离到一株吸水链霉菌（*Streptomyces hygroscopicus*）AM－3672，其有效成分分子式为 $C_{30}H_{42}N_2O_9$，利用该菌发酵生产的除草素可以用作土壤处理和茎叶处理，有效防除单子叶和双子叶杂草，对莎草（*Cyperus microiria* Steud）特效，且对水稻具有选择性。这一成果揭示了抗生素除草剂不但可以像"SF－1293"菌株那样生产非选择性抗生素除草剂，也可以像"AM－3672"菌株那样生产选择性抗生素除草剂。

一链霉菌尽灰类群体的发酵液提取物具有杀草活性，在 200 mg/L 质量浓度处理强烈抑制高粱、苋菜和马唐幼苗根系的生长（许学胜和孙荣，1991），但菌种和活性化合物的分子结构均未进行鉴定。王世梅等（1994）筛选到一吸水链霉菌，其发酵液提取物对稗草、假高粱、狗尾草、苘麻及马唐具有毒杀作用，并分析了活性物质的分子结构，确定为除莠霉素 A。黄世文和余柳青（1998）以及黄世文等（1999）分离到一淡紫灰吸水链霉菌（*Streptomyces lavendulo-hygroscopicus*），其发酵液制剂对稗草有抑制作用，对水稻纹枯病有明显防效。

2. 真菌孢子和毒素防治杂草

目前商品化的真菌除草剂是由杂草病原真菌生产的活孢子和适宜的助剂组成的微生物除草制剂。其作用方式是孢子直接穿透寄主表皮，进入寄主组织，产生毒素，使杂草出现病斑并逐步蔓延，破坏植物的正常生长，导致杂草死亡。

1982 年美国批准登记了由阿肯色大学和 Upjohn 公司联合开发的长孢状刺盘孢（*Colletotrichum glocosporioides* f. sp. *awswhynomene*）干孢子可湿性粉剂 Collego，其对水稻田中的弗吉尼亚田皂角（*Aeschynomene virginica*）幼苗防效达 90% 以上，在美国稻田使用 Cellego 的面积每年达到 5 000～10 000 hm^2。

利用稗草病原真菌开发微生物除草剂的研究取得进展，世界各国已采集到并显示出较好应用前景的稗草病原菌有稗叶枯菌（*Helminthosporium sativum*）、刺盘孢（*Colletotrichum graminicola*）、弯孢（*Curvularia lunata*）、链格孢（*Alternaria alternate*，*A. tenuissima*，*A. triticina*，*A. brassicae*）和尖角突脐孢（*Exserohilum monocerus*）。其中

对尖角突脐孢在日本和菲律宾国际水稻研究所都投入很大的力量开展研究，目前攻克的难点集中在孢子生产和适宜剂型上（Zhang and Waston，1997）。

我国1963年研制成功胶孢炭疽菌（*Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *cuscutae*）孢子制剂“鲁保一号”，可有效防除大豆田中的寄生杂草菟丝子（*Cuscutae* spp.），推广应用面积累计达到67万公顷。王明旭和罗宽（1993）从稗草上采集到稗叶枯菌（*Helminthosporium monoceras*），该菌的孢子悬浮液防除2叶龄稗草，防效（死苗率）达61%，对水稻有良好的选择性。陈勇和倪汉文（1999）以及陈勇等（2004）通过全国多地区稗草病原菌的采集调查，筛选到尖角突脐孢，完成了该菌流行病学和侵染途径等方面的研究。黄世文等（1999）报道筛选到稗草病原菌互隔交链孢霉[*Alternaria alternata*（Fr.）Keissler]，对该菌流行病学和产孢特性的研究取得进展。

真菌除草剂杀草谱较窄，可通过多种孢子除草剂的复配使用，或通过与低量化学除草剂复配使用扩大杀草谱。如百日草链格孢制剂与灭草喹（imazaquin）混用，防治苍耳具有极显著的增效作用。真菌除草剂具有寄主专一性的特点，虽然有的孢子除草剂对部分作物有致病反应，但由于选择性差异，对这些作物不会构成威胁。如Collego对几种重要的豆科作物也有一定的反应，但它不会造成这类作物的病害流行。

真菌禾长蠕孢菌稗草专化型（*H. gramineum* Rabenh f. sp. *echinochloae*，HGE）菌株产生5种毒素，通过详细分析NMR波谱数据以及与文献（Sugawara *et al.*，1987；Canales and Gray，1988）报道的数据比较后确定了这些毒素的结构，它们分别是3－anhydroophiobolin B，ophiobolin A，3－anhydro－6－epiophiobolin A，3－anhydro－6－epiophiobolin B和terpestacin。

R=βH, 3-anhydroophiobolin B
R=αH, 3-anhydro-6-epiophiobolin B

ophiobolin A

Canonica等（1966）曾经利用化学转化法得到过化合物3－anhydroophiobolin B，Shen等人（1999）曾经从真菌*Cochliobolus heterostrophus*的培养液中分离获得化合物3－anhydro－6－epiophiobolin B。然而，化合物3－anhydro－6－epiophiobolin B在做HMBC二维NMR时（以CD_2Cl_2为溶剂）发生转化，生成di－6－epi－3－anhydroophiobolin B和6－epi－3－anhydro－Δ10－ophiobolin B两种化合物。Duan等（2008）第一次通过详细分析二维NMR图谱确定了该化合物的化学结构。

3-anhydro-6-epiophiobolin A　　　　　　terpestacin

四个禾长蠕孢毒素化合物抑制稗草种子胚根生长的活性从高到低依次为：ophiobolin A > 3 – anhydroophiobolin B > 3 – anhydro – 6 – epiophiobolin B > 3 – anhydro – 6 – epiophiobolin A。化合物在 500，100，50 和 10 μg/mL 质量浓度处理对稗草种子胚根生长的抑制作用，在高质量浓度的 500 μg/mL 时，所有化合物均对稗草生长有抑制作用。在所有化合物中，ophiobolin A 的活性最强，在 50 μg/mL 下就完全抑制稗草生长（抑制率 100%）。在 3，4 位脱水的 ophiobolin 毒素的抑制稗草胚根生长的活性远低于 3 号位带羟基的 ophiobolin A，但 Kim 等（1984）也曾报道 ophiobolin A 和 6 – epiophiobolin A 对光合成的抑制活性比它们的 3，4 位脱水衍生物高得多。Leng 等（1988）也比较了 ophiobolin A，6 – epiophiobolin A 及 3 – anhydroophiobolin A 三种结构类似物抑制玉米钙调蛋白的活性，结果发现抑制活性从高到低依次为 ophiobolin A > 6 – epiophiobolin A > 3 – anhydroophiobolin A，从而可推测 3 位碳原子上的羟基对于 ophiobolin 系列的结构类似物的生物活性起着关键作用。

ophiobolin A 对水稻、小麦、玉米和油菜安全，但对大豆敏感。ophiobolin A 在 500 μg/mL 质量浓度下，使稗草、牛筋草、水莎草、鸭舌草、空心莲子草和四叶萍的叶片产生红褐色病斑。其中鸭舌草和四叶萍对 ophiobolin A 最为敏感，在 10 μg/mL 质量浓度下，ophiobolin A 就使这两种杂草的叶片产生红褐色小病斑（Duan *et al.*，2007）。

ophiobolin A 的作用机理主要是对钙调蛋白（CaM）和叶绿体蛋白的运输产生抑制作用。对钙调蛋白（CaM）的抑制作用：CaM 作为 Ca^{2+} 的受体，是一种分布最广泛、功能最重要的钙依赖性调节蛋白，在 Ca^{2+} – CaM 信号传导系统中起关键作用；具有很强的保守性，具有 EF 和 CD 两种手性结构，Ca^{2+} 和 CaM 结合激活 CaM 的活性，活化了的 Ca^{2+} – CaM 再与多种酶结合从而调节酶的活性，最终引起生理生化反应，继而调控植物细胞分裂、伸长、生长、发育和抗逆等。CaM 有 4 个 Ca^{2+} 结合区，N 端的 Ⅰ、Ⅱ 区为低亲和力区，Ⅲ、Ⅳ 为高亲和力区，Ca^{2+} – CaM 复合体可引起 CaM 构象变化，暴露出球形区带负电荷的疏水性表面，并在 CaM 与靶蛋白互

作中起作用(张君诚等,2005;刘芝华等,1993)。前人在研究 ophiobolin A 与菠菜、玉米根、豌豆 CaM 的互作中得知二者的作用机理。首先是 ophiobolin A 抑制了 CaM 依赖性激酶——磷酸二酯酶(PDE)及烟酰胺腺嘌呤二核苷酸激酶(NADK)的活性。随后的研究表明 ophiobolin A 与赖氨酸系列 ε-氨基酸结合,而且证明二分子的 ophiobolin A 与一分子的 CaM 结合,其中一分子的 ophiobolin A 就能完全抑制 CaM 的活性(Leng *et al.*,1988)。用赖氨酸位点突变及 ophiobolin A 标签研究表明,ophiobolin A 的结合位点位于赖氨酸第 75、77 及 148 位点(Au and Leng,1998)。在通常情况下,ophiobolin A 仅与赖氨酸第 75、148 位点结合,ophiobolin A 与赖氨酸第 75 位点的结合阻断了其与赖氨酸第 77 位点的结合,后来利用位点缺失突变法证明了赖氨酸第 75 位点为 ophiobolin A 的主要结合位点。进一步研究 CaM 晶体结构显示,赖氨酸第 75 位点为 CaM 的 N 端保守系列发夹结构,是重要的靶酶识别区。一旦体积庞大的 ophiobolin A 与其结合势必改变了 CaM 的空间结构,使 CaM 依赖性激酶无法与其识别区识别,从而阻断了一系列 CaM 下游 Ca^{2+}-CaM 信号传导的进程,从而阻断了一系列生理生化反应,使细胞分裂、伸长、生长及发育受到抑制(Au *et al.*,2000)。

对叶绿体蛋白运输的抑制作用:叶绿体含 2 000~2 500 个蛋白,叶绿体基因组编码的不足 100 种,因此大量的蛋白质也是由核基因编码,在细胞质中合成,然后定向转运到叶绿体。蛋白质的转运涉及多种蛋白复合体,即转位因子由受体和蛋白质通过的孔道两部分构成。已有的研究表明,CaM 与叶绿体光合作用有关(段桂芳等,2006),参与叶绿体转运的一些蛋白及蛋白类似物诸如:光合系统 I 化合物 PiaN,分子伴侣 Cpnlo AAA-ATP 酶,相对分子质量为 33×10^3 的叶绿体内膜蛋白,Hsp70 及其残基能与 CaM 结合(Reddy *et al.*,2002)。而 ophiobolin A 为 CaM 的抑制剂,ophiobolin A 影响细胞膜的透性,并透过细胞膜进入细胞器影响细胞器内含物的变化,跟参与信号传导途径的 CaM 结合后抑制了 CaM 与其下游靶标的结合,从而影响信号传导的进程。最近的研究表明,ophiobolin A 抑制蛋白质的运输通过两种可能的抑制途径,一是通过影响蛋白前体与受体的结合而影响叶绿体蛋白质的运输;二是 ophiobolin A 与蛋白运输易位子相关的蛋白质类似物作用从而影响叶绿体蛋白质的运输(Fatima *et al.*,2005)。

最近谷祖敏等人(2008)研究了草茎点霉(*Phoma herbarum*)毒素防治鸭跖草(*Commelina communis*)的作用机理。结果显示,鸭跖草浸出液的相对电导率随草茎点霉毒素浓度增加和处理时间的延长而显著上升。毒素在 1~10 μg/mL 的范围内,浸出液的相对电导率在 3 h 后随时间延长大幅度上升。当毒素质量浓度超过 15 μg/mL 时,相对电导率显著升高的时间出现在 1 h 后。在毒素 20 μg/mL 处理4 h后,浸出液的相对电导率是对照的 3.65 倍。毒素 20 μg/mL 处理 4 h,浸出液中 Na^+ 和 K^+ 渗漏量比对照分别增加了 58% 和 80%。草茎点霉毒素处理,鸭跖草叶片细胞内 POD 活性明显低于对照,在毒素处理后 12 h,POD 活性比对照降低了 43.5%。草茎点霉毒素处理 6~12 h,鸭跖草叶片 APX 活性显著低于对照,毒素处

理 12 h 差异最大,APX 活性比对照低 39.7%。鸭跖草叶片经草茎点霉毒素处理后,叶片组织内的 POD 和 APX 的活性下降,显著低于对照,表明毒素抑制了叶片组织内保护酶系统的作用,使植物组织中活性氧清除系统遭破坏,活性氧过量累积,细胞受损和死亡。

3. 细菌毒素防治杂草

已评价鉴定且具有应用潜力的细菌微生物除草剂菌株主要是假单胞菌属(*Pseudomonas*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)、柠檬酸细菌属(*Citrobacer*)、无色杆菌属(*Achromobacter*)、产盐杆菌属(*Alcalligenes*)和黄单胞杆菌属(*Xanthomonas*)等。

细菌除草剂中 Campelyco 已获批准,是由日本烟草公司于 20 世纪 90 年代中期开发的杀草微生物,可引起早熟禾(*Poa annua*)的枯萎病,该病原菌为黑腐病菌(*Xanthomonas capestris*),属于革兰氏阴性菌假单孢菌属假单胞菌科(Pseudomonadaceae),适用于草坪草防除早熟禾;通过从早熟禾的伤口侵入早熟禾导管内并在其内繁殖,同时产生黏稠的多糖物质使导管堵塞,从而导致早熟禾枯萎死亡。产品为黄色水溶性悬浊液,持效甚长,在施药后 1 ~3 个月中可使草坪中的早熟禾密度减少(冯化成,2001)。

20 世纪 90 年代,从杂草根系土壤的微生物菌群中筛选出具有除草活性的细菌成为除草剂开发研究的热点。但汉斌和李永泉(2002)从马唐和狗尾草的根际有害细菌中分离筛选得到 S7 菌株,能 100% 抑制狗尾草种子萌发,对供试草坪不仅没有负影响,而且对高羊茅的种子萌发有轻微促生作用。李明智等人(2004)从杂草反枝苋(*Amaranthus retroflexus* L.)的病株根系分离得到大量的根际细菌,利用酶抑制剂模型和单胞藻高通量除草剂筛选方法与常规的微生物筛选方法相结合进行初筛和复筛,发现其中有数十个菌株具有潜在的除草活性,经细菌鉴定发现它们大多归属于假单胞菌属(*Pseudomonas*)和黄单胞菌属(*Xanthomonas*)。对效果较为突出的十余个菌株进行杀草活性评估,其中编号为 L4 的黄单胞菌对常见阔叶杂草具有较强的杀草活性,1∶1 稀释的发酵液处理时能完全抑制荠菜与反枝苋的生长,1∶30 稀释的发酵液处理对反枝苋仍有 85% 的抑制率,具有较好的开发前景。

在筛选可使杂草致病的病原细菌的同时,对病原细菌天然代谢产物植物毒素的研究也引起广泛关注,通过对致病细菌发酵液中物质的提取纯化,分析植物毒素的结构和致病机理,为人工合成植物毒素用于杂草防除提供了理论基础。病原细菌丁香假单胞菌菜豆致病变种(*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*)能使葛藤(*Pueraria lobata*)的叶片出现萎黄病症,局部坏死。经研究发现这种缺绿症是该菌所产生的植物毒素菜豆菌毒素(phaseolotoxin)所致。菜豆菌毒素是一种三肽化合物,通过与氨甲酰磷酸竞争鸟氨酸氨甲酰转移酶的结合位点,从而抑制精氨酸的合成(Ninak and Paul,1996)。毒素进入植物体内后向植物生长点转移并感病,导致植株的矮化、失绿,严重的导致植物叶片坏死(Patrick *et al.* ,1993)。

从导致旱雀麦(*Bromus tectorum*)病害的荧光假单胞菌(*psendomonas fluorescens*)D7 菌株的发酵液中分离到毒素,该毒素中至少含有二个多肽、一个生色团、一个脂肪酸酯和一个脂多糖基团。该毒素明显地抑制膜的形成和脂质代谢(Patrick *et al.*,1993)。

丁香假单胞菌烟草致病变种(*Pseudomnas syringae* pv. *tabaci*)产生的烟草丁香假单胞菌毒素,其水解物能抑制谷氨酸合成酶的活性。丁香假单胞菌丁香致病变种(*Pseudomonas syringae* pv. *syringae*)产生的丁香霉素还能提高 K^+ 流量,并增强 H^+ - ATP 酶的活性,同时又与 Ca^{2+} 的运输有关(Patrick *et al.*,1993)。

四、微生物毒素诱导植物抗性

植物病原菌通过合成和释放一些物质,这些物质可诱导植物产生抗性并形成防御体系。病原菌诱导的防御体系分为局部抗病反应和系统抗病反应。局部抗病反应是指过敏反应(hypersensitive reaction,HR),即当植物受非亲和性病原菌感染后,侵染部位细胞迅速死亡,使病原菌不易获取养分,同时又诱导周围细胞合成抑制病原菌生长的物质,从而限制了病原菌的增殖。系统抗病反应,又称系统获得抗性(system acquired resistance,SAR),是指植物受病原菌侵染后局部的过敏反应产生信号分子,这种信号分子能诱发整个植株防卫基因的表达,从而使植物对更多的病原菌产生抵抗作用(Ryals *et al.*,1996)。

目前发现能够诱导植物产生防御体系的病原菌细菌有农杆菌(*Agrobacterium paspali*)、自生固氮菌(*Azotobacter putida*)、矮小芽孢杆菌(*Bacillus pumilus*)、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescense*)和链霉菌属(*Streptomyces* sp.),真菌有粉红镰孢菌(*Fusarium roseum*)、寄生疫霉(*Phytophthora parasitic*)、茎点霉(*Phomo* sp.)、青霉(*Penicillium* sp.)和木霉菌(*Trichoderma hargianum*,*T. koningi*,*T. viride*)等(吴霞和张一宾,2002)。

林梅和张绍升(2007)研究了海洋链霉菌对黄瓜幼苗的诱导抗性作用机理。链霉菌(*Streptomyces* sp.)F - 1013 分离自海洋虾壳,利用富含几丁质的虾壳粉作为该菌的发酵培养基。F - 1013 发酵液含有大量菌丝体和代谢产物,如壳聚糖(chitosan)等。甲壳低聚糖不仅可以促进植物细胞的活化,刺激植物生长,还可以增强植物对病虫害的自我防御能力。利用链霉菌 F - 1013 及代谢产物壳聚糖作为诱导物,分别以黄瓜幼苗生长情况作为促生指标以及幼苗几丁质酶、β - 1,3 - 葡聚糖酶的活性作为抗性指标,研究黄瓜幼苗促生及抗性诱导作用。结果显示,诱导活性水平依次为:虾壳粉发酵液 > 高氏一号发酵液 > 灭活后虾壳粉发酵液。各处理中以虾壳粉发酵液 20 倍稀释液浸种对黄瓜幼苗几丁质酶诱导的效果最为显著。虾壳粉发酵液 10、20 倍稀释液的诱抗性好,说明在此浓度发酵液中有效成分链霉菌与壳聚糖的协同诱导能力强。几种发酵液浸种处理,黄瓜幼苗 β - 1,3 - 葡聚糖酶的活性均有不同程度提高,诱导趋势与几丁质酶大体类似,其中 10 倍虾壳粉发酵液对幼苗 β - 1,3 - 葡聚糖酶的诱导能力最强。

梁建根等人(2008)研究了枯草芽孢杆菌(*Baccillus subtilis*)NK1 对白菜炭疽病希金斯炭疽菌(*Colletotrichum higginsianum* Sacc.)的诱导抗性效果。以感病的白菜品种“四月慢”为材料,供试植物根生长促生细菌(plant-growth promoting rhizobacteria,PGPR)菌株 NK1 为枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*),供试植物病原菌为引起白菜炭疽病的希金斯炭疽菌(*C. higginsianum* Sacc.)。白菜炭疽病菌接种采用子叶期点滴接种法(刘爱媛,1997),并在接种前用 NK1 菌悬浮液灌根处理白菜苗。菌株 NK1 处理后测定白菜幼苗几丁质酶和 $\beta-1,3-$葡聚糖酶活性(葛秀春等,2002)。结果表明,菌株 NK1 对白菜炭疽病诱导抗性作用显著。白菜幼苗经菌株 NK1 诱导处理 7 d 后,无论是病斑数还是病斑面积均比对照有大幅度的降低($P<0.05$),对炭疽病的防效达 68%。由于已知菌株 NK1 对白菜炭疽病菌没有直接的抑制作用,推测 NK1 对炭疽病产生的诱导抗性为其防病的主要机制。菌株 NK1 处理对白菜幼苗几丁质酶和 $\beta-1,3-$葡聚糖酶活性的影响显著,在 NK1 诱导处理后的第 5 d 和第 10 d,不论是白菜根部还是叶部组织,诱导处理后两种酶的活性较对照明显升高(表 18.1),且呈显著水平($P<0.05$),此外,两种酶的活性都随着时间的延续而增加。

表 18.1　菌株 NK1 对白菜叶部和根部组织中几丁质酶和 $\beta-1,3-$葡聚糖酶活性的影响

处理	处理后天数	几丁质酶/($U \cdot g^{-1}FM$)		$\beta-1,3-$葡聚糖酶/($U \cdot g^{-1}FM$)	
		叶部	根部	叶部	根部
诱导接种 +	5	3.46 a	1.85 a	30.45 a	23.65 a
病原菌接种	10	6.47 a	5.12 a	37.45 a	35.56 a
病原菌接种	5	3.03 b	0.95 b	28.03 b	19.67 b
	10	5.02 b	1.76 b	33.65 b	33.45 b
诱导接种	5	2.35 c	0.71 c	25.26 c	17.23 c
	10	3.04 c	1.24 c	27.56 c	26.56 c
对照	5	1.78 d	0.46 d	18.23 d	14.89 d
	10	2.26 d	0.74 d	22.68 d	23.45 d

注:表中数据采用邓肯氏新复极差测验,同一处理天数、同一部位的数值后不同字母表示差异显著($P<0.05$)(引自梁建根等,2008)。

辛雅芬等(2005)讨论了木霉菌诱导植物抗性的研究进展。Bailey 和 Lumsden(1988)自 1997 年以来研究揭示了木霉菌木聚糖酶或其他激发子对植物抗病性的诱导作用。利用哈茨木霉 T39 接种根部或叶子后,控制了 *Botrytis cineren* 引起的病害,De Meyer 等(1998)认为诱导抗性是 T39 控制灰霉病的重要机制。Howell 等(2000)用生防菌株 *Trichoderma virens* 处理棉花种子后,发现绿色木霉穿透并定殖在根表皮和外皮层组织中,其过氧化物酶活性升高,萜类化合物积累,这些突变体比亲本更有效地控制 *Rhizoctonia solani*,诱导了棉花的抗病性,因此 *T. virens* 的突变

体植株至少有一部分作用机制就是诱导 SAR 的产生。Yedidia 等(1999)也证实了哈茨木霉(*Trichoderma harziarum*)T－203 穿透到黄瓜根部外皮层,产生了一种类似的诱导抗性,并且穿入区的细胞机械强度增大,与未经 T－203 处理的植株相比,几丁质酶和过氧化物酶活性的升高提前了 48～72 h,并且叶部这两种酶的活性升高,这表明 T－203 诱导产生了 SAR;同时还发现:在无菌水培养条件下,经 T－203 处理的黄瓜总是比未经 T－203 处理的黄瓜长得大。Yedidia 等(2000)后来又研究了在根定植的早期阶段 *T. harziarum* T－203 与黄瓜互作诱导和积累病程相关蛋白的生化性质。与未处理的对照相比,用 *T. harziarum* T－203 接种处理的黄瓜根在接种后 72 h,显示较高的几丁质酶、β－1,3－葡聚糖酶、纤维素酶和过氧化物酶的活性。用 4－MU－(GleNAe)作底物原位检测了用*T. harziarum* T－203 和 INA 处理的新鲜根段上几丁质酶的活性,荧光产物主要在诱导根的细胞间隙的形成中提供了参与植物防卫反应的证据。

Ciliento 等(2004)在一个基于黑曲霉(*Aspergiuus niger*)葡萄糖氧化酶基因(*gox* A)的报告系统中,利用相应的生防相关诱导启动子监测生防活性,葡萄糖氧化酶催化依赖于氧氧化 D－葡萄糖成为 D－葡萄糖酸－1,5－内酯和过氧化氢,后者已知有抗真菌作用和激发植物防卫反应,因此增强了对病原菌袭击的抗性。他们检测了具有各种 GOX 启动子的 *Trichoderma atroviride* P1 转化子,用作种植在受土传病原真菌侵染的土壤中的菜豆种子的包衣处理。后来,展叶时用叶部病原菌接种以确定 GOX 转化子在生防和对病原菌袭击中的抗性效果。用 P1 GOX 转化子接种不仅降低了由土壤病原菌引起的病害症状,而且减少了远离木霉菌定殖的应用各种叶部病菌的伤口。因此激活了系统诱导抗病性(ISR)。另外,Chet 领导的实验室把 *T. asperellum*(*T. harziarum* T－203)应用于黄瓜根系统,研究了抗黄瓜角斑病(*Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans*)的系统诱导抗病机制。由生防因子提供的保护与酚类性质的次生代谢产物和两个防卫基因:编码苯丙氨酸解氨酶(PAL)的类苯丙烷通道基因和编码羟过氧化物裂解酶(HPL)的类辛癸烷通道基因的 mRNA 的伴随积累相关。结合基因表达分析、信号分子检测和特异激素抑制剂的使用,他们推测 JA/乙烯信号通道参与了木霉诱导的系统抗病反应(Yedidia *et al.*,2003;Chet *et al.*,2004)。

Yedidia 等(2001)在另一个研究中,向基质中添加了 *T. harziarum*,导致整个生长季中植物生长的增强。根围的微生物病原菌的生物防治,改善了对矿物质的吸收,营养从土壤和活体中释放,提高了植物激素的产生,部分地揭示了木霉菌促进植物的生长反应。当然,很可能有其他机制也参与促进了植物的生长发育。Altomare 等(1999)发现,*T. harziarum* 菌株 T22 具有溶解可溶性或微溶性矿物质的能力,通过螯合或降解作用来溶解金属氧化物,促进植物对矿物质的吸收,提高植物的生长量。

艾力·吐热克等(2006)研究了草酸青霉菌毒素对小麦病害的诱导抗性作用。从麦根分离出来的草酸青霉(*Penicillium oxalicum*)P－O－41 菌株,在 PDA 平板上

培养纯化后，接种于 PDB 液体培养基中，28℃，220 r/min 摇床上培养 4 d，3 000 r/min离心 20 min，取上清液作为草酸青霉菌毒素备用。使用病株汁液摩擦接种法诱导处理“珊西烟”长到 10 叶期，将待测诱导剂用毛笔涂抹在第 6 片叶上。处理后 72 h，采用摩擦接种，在第 7、8、9 片叶上接种，3 次重复。烟草花叶病毒(TMV)接种后 6 d，记录接种叶片上枯斑数并按下式计算枯斑抑制率：枯斑抑制率(%)=[对照枯斑数(个/叶)－处理枯斑数(个/叶)]/对照枯斑数(个/叶)。小麦白粉病的诱导抗性作用研究，小麦种子用 2% 次氯酸钠消毒 5 min 后无菌水冲洗 3 次，28℃培养箱内催芽 12 h，分别在草酸青霉菌发酵液及其 1 000 和 10 000 倍的灭菌蒸馏水稀释液中浸泡 5 min，分别设无菌蒸馏水和 BIH 38 mg/L 浸泡 5 min 为对照。每个营养钵 $8 \times 8 \times 8(cm^3)$ 内播入 5 粒种子，2 d 后，接种白粉病菌。小麦播种后两周再喷施草酸青霉菌毒素一次，观察并分级记录病情。记录病斑数并按下式方法计算枯斑抑制率：枯斑抑制率(%)=[对照枯斑数(个/叶)－处理枯斑数(个/叶)]/对照枯斑数(个/叶)。

试验结果显示，稀释 1 000 倍的草酸青霉发酵液处理与对照相比，在所有测试叶片上都有减少 TMV 侵染造成的枯斑数的作用，差异显著，该处理对枯斑抑制率达到 84%，与 38 mg/L 对苯并噻二唑(BTH)处理的结果相当。稀释 1 000 倍的草酸青霉发酵液处理小麦种子，叶片喷施一次的处理组，显著诱导麦苗增强对白粉病的抗性，与 38 mg/L BTH 处理结果相似。

五、结语

微生物毒素具有防治农业病、虫、草害和诱导植物抗性的功能，部分微生物毒素已研究和开发成功的农药在生产中得到实际应用，如防治害虫的阿维菌素和苏云金芽孢杆菌(Bt)、防治病害的井冈霉素和农抗 120、防治杂草的双丙氨酰膦和 campelyco 等。还有部分微生物毒素已完成产品中试且具有一定的生产应用前景，如防治病害的长川霉素、防治杂草的 ophiobolin A、调节作物产生抗病性的枯草芽孢杆菌(*Baccillus subtilis*)等。处于这一研究和开发阶段的还有一些极具应用前景的产品，它们受知识产权保护而未公开报道，而处于实验室研究阶段的微生物毒素植物保护制剂则不断出现。

然而，人类所认识的微生物仅为实有数量的 1%～10%，而已被人们利用的还不到 0.1%。因此，开展微生物新菌种资源的采集、评价和开发应用，仍然是一项极其重要的基础工作。在微生物农药的研究和开发中，应该更加重视构建高效的菌种筛选模型、次生代谢物质快速鉴定、先导化合物定向修饰、大规模工业发酵和制剂新剂型加工等技术的发明和创造。

参考文献

艾力·吐热克，唐文华，赵震宇. 2006. 草酸青霉菌(P-O-41)发酵液对小麦病害的诱导抗性作用. 新疆农业科学，43：386-390.

陈勇,倪汉文.1999.中国稗草病原真菌对稗草及水稻的致病性.中国生物防治,15:73-76.

陈勇,倪汉文,李晓晶,张宏军.2004.尖角突脐孢菌侵染过程及稗草反应超微结构观察.微生物学通报,31:88-91.

陈传盈,方祺霞,林开江,张孟白.1980.杀蚜素的研究.微生物学报,20:113-115.

陈国相.1982.生物农药知识.北京:科学出版社,201-203.

但汉斌,李永泉.2002.从杂草DRB中筛选微生物除草剂的研究.微生物学通报,29:5-9.

董建华,庄占兴.1999.阿维菌素的生产与应用现状.农药科学与管理,20:36-37.

段桂芳,张建萍,周勇军,余柳青,袁勤生.2006.禾长蠕孢菌及其代谢产物 Ophiobolin A 防治水稻纹枯病.中国水稻科学,20:337-339.

Duck S. O., Lydon J.(许学胜译).1989.天然化合物源除草剂.农药译丛,11:14-18.

Fisher M. H. 1991. Avermectin 研究的最新进展.农药译丛,13:19-26.

范志金,刘秀峰,刘凤丽,鲍丽丽,张永刚.2005.植物抗病激活剂诱导植物抗病性的研究进展.植物保护学报,32:87-92.

高菊芳编译(亦冰校).2001.生物农药的作用、应用与功效(一).世界农药,23:1-6.

葛秀春,宋凤鸣,陈永叶,郑重.2002.苯并噻二唑诱发水稻对稻瘟病抗性中防卫相关酶活性的变化.中国水稻科学,16:171-175.

谷祖敏,纪明山,王英姿.2008.草茎点霉毒素对鸭跖草致病相关生理反应的影响.沈阳农业大学学报,39:309-312.

何晓明,关亚鹏,徐亲民.2007.生物农药阿维菌素的发展.河北化工,30:9-11.

冯化成.2001.新微生物源除草剂 Campelyco.世界农药,23:53.

黄世文,余柳青.1998.放线菌及其代谢产物对稗草和稻纹枯病的抑(杀)效果初报.植物保护21世纪展望,北京:中国科学技术出版社,693-696.

黄世文,余柳青,Waston A. K. 1999.稗草病原菌 *Alternaria alternata* 和 *Curvularia lunata* 的产孢特性研究.第6次全国杂草科学学术研讨会论文集,南宁:广西民族出版社,165-170.

姜书凯.2008.创制微生物源杀菌剂长川霉素正式面世.农化新世纪,(10):13.

匡开源,魏春妹,唐永兰.1983.杀虫(螨)抗生素T21产生菌——浅黄链霉菌韶关变种.微生物学报,23:10-14.

李林,喻子牛.1998.细菌杀虫剂研究和开发的现状与展望.微生物学杂志,18:33-38.

李明智,李永泉,徐凌,庄晓峰,孙自玲.2004.细菌除草剂黄单胞菌反枝苋致病菌的筛选.微生物学报,44:226-229.

梁健根,张建萍,竺利红,施跃峰,吴吉安,王欣.2008.促生菌NK1诱导白菜幼苗对炭疽病抗性的研究.园艺学报,35:595-598.

林梅,张绍升.2007.链霉菌F1013发酵液对黄瓜幼苗的促生及抗性物质诱导.福建农林大学学报(自然科学版),36:117-120.

刘爱媛.1997.白菜炭疽病苗期抗病性鉴定方法的研究.中国蔬菜,(1):4-7.

刘刚.2005.新型微生物源农药长川霉素.农业知识:瓜果菜,(10):43.

刘芝华,吴相钰,潘乃穗,陈章良.1993.水稻钙调蛋白基因的克隆及结构分析.生物工程学报,9:309-313.

欧阳谅,万淑婉,涂国全.1984.一株产生杀虫抗生素的链霉菌新种.微生物学报,4:195-199.

沈寅初.1996.井冈霉素研究开发25年.植物保护,22:44-45.

陶黎明,顾学斌,倪长春,王磊,徐文平,沈寅初.2002.长川霉素的研究.农药,41:11-13.

万金精. 1985. 微生物与害虫防治. 郑州:河南科学出版社,188-201.

王磊,顾学斌,徐文平,旷文丰,陶黎明. 2004. 长川霉素发酵条件的优化. 农药,43:445-447.

王明旭,罗宽. 1993. 稗叶枯菌及其毒素的研究:II 病菌寄主范围和对稗的致病性. 湖南农学院学报,19:248-251.

王世梅,黄为一,武济民. 1994. 链霉菌 NND-52 菌株及其次生代谢物的鉴定. 南京农业大学学报,17:54-59.

吴世昌主编. 1992. 新农药荟萃. 中国农业出版社,102-103.

吴霞,张一宾. 2002. 作物抗御病害的新技术-由微生物诱导作物全株抗性. 现代农药,(4):28-30.

辛雅芬,商金杰,高克祥. 2005. 拮抗木霉菌的生防机制研究进展. 东北林业大学学报,33:88-91.

许学胜,李孙荣. 1991. 一种放线菌产生的植物生长抑制剂. 杂草学报,5:10-13.

杨自文,王开梅,吴继星,钟连胜. 2000. 我国苏云金芽孢杆菌杀虫剂产业化现状和出路. 北京:科学出版社,27-34.

余柳青,陆永良,周勇军,段桂芳,赵航,张正波,李春光. 2005. 微生物除草剂剂潜力菌禾长蠕孢稗草专化型. 中国生物防治,21(增刊):22-27.

喻子牛,孙明,刘子铎,戴经元,陈亚华,喻凌,罗曦霞. 1996. 苏云金芽孢杆菌的分类及生物活性蛋白基因. 中国生物防治,12:85-89.

张继红,王琛柱,钦俊德. 1998. 苏云金芽孢杆菌 δ-内毒素的杀虫机理及增效途径. 昆虫学报,41:323-332.

张君诚,孟玉环,宋育红,刘思[illegible],庄伟建. 2005. 植物 Ca^{2+}-CaM 信号系统及其调控研究进展. 重庆师范大学学报(自然科学版),4:49-52.

张穗,郭永霞,唐文华,牛灿芳. 2001. 井冈霉素 A 对水稻纹枯病菌的毒力和作用机理研究. 农药学学报,3:31-37.

张玉勋,张光明,李光. 1998. 蔬菜新型杀虫、杀螨、杀线虫剂——阿维菌素. 山东蔬菜,(4):37.

赵永贵主编. 1995. 生物农药. 北京:科学出版社,242-244.

周德庆. 1993. 微生物学教程. 北京:高等教育出版社,124-161.

Altomarw C. ,Norvell W. A. ,Bjorkman T. 1999. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant-growth-promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai 1295-22. *Applied and Environmental Microbiology*,65:2 926-2 933.

Au T. K. ,Leng P. C. 1998. Identification of the binding and inhibition sites in the calmodulin molecule for ophiobolin A by site-directed mutagenesis. *Plant Physiology*,118:965-973.

Au T. K. ,Wallace S. H. ,Chick P. C. 2000. Leung initial kinetics of the inactivation of calmodulin by the fungal toxin ophiobolin A. *The International of Biochemistry & Cell Biology*,22:1 173-1 182.

Bailey B. A. ,Lumsden R. D. 1988. Direct effects of Trichoderma and Gliocladium on plant growth and resistance to pathogens//Harman G. E. ,Kubicek C. P. *Trichoderma* and *Gliocladium*. London:Taylor and Francis,185-204.

Bury R. W. ,Miller B. M. ,Baker E. E. ,Birnbaum J. ,Currie S. A. ,Hartman R. ,Kong Y. L. ,Monaghan R. L. ,Olson G. ,Putter I. ,Tunac J. B. ,Wallick H. ,Stapley E. O. ,Oiwa R. ,Omura S. 1979. Avermectins,new family of potent anthelmitic agents producing organism and fermentation. *Antimicrobial Agents and Chemother*,15:361-367.

Canales M. W. ,Gray G. R. 1988. 6-Epiophiobolin A and 3-anhydro-6-epiophiobolin A-host specific phytotoxins of *Drechslera maydis*(race T). *Phytochemistry*,27:1 653-1 663.

Canonica L. , Fiecchi A. , Kienle M. G. , Scala A. 1966. Isolation and constitution of cochliobolin B. *Tetrahedron Letters*, 13 : 1 329-1 333.

Chet I. , Shoresh M. , Yadidia I. , Viterbo A. 2004. Mechanisms involved in biocontrol and plant induced resistance by *Trichoderma asperellum* (*T. harzianum* T-203). *Journal of Zhejiang University* (*Agricultrure & Life Science*) , 30 : 385.

Ciliento R. , Woo S. L. , Di Benedeto P. , Ruocco M. , Scala F. , Soriente I. , Ferraioli S. , Brunner K. , Zeilinger S. , Lorito M. 2004. Genetic improvement of Trichoderma ability to induce systemic resistance. *Journal of Zhejiang University* (*Agriculture & Life Science*) , 30 : 423.

De Meyer G. , Bigirimana J. , Elad Y. , Höfte M. 1998. Induced systemic resistance in *Trichoderma harzianum* T39 biocontrol of *Botrytis cinerea*. *European Journal of Plant Pathology*, 104 : 279-286.

Duan G. F. , Zhang Z. B. , Zhang J. P. , Zhou Y. J. , Yu L. Q. , Yuan Q. S. 2007. Evalution of crude toxin and metabolite produced by *Helminthosporium gramineum* Rabenh for the control of rice sheath blight in paddy field. *Crop Protection*, 26 : 1 036-1 041.

Duan G. F. , Zhou Y. J. , Yu L. Q. , Yuan Q. S. 2008. Phytotoxic ophiobolins produced by *Helminthosporium Gramineum* Rabenh, A potential bioherbicide for control of Barnyardgrass (*Echinochola crus-galli*) . *Natural Products*, 3 : 11-17.

Entwistle P. F. , Cory J. S. , Bailey M. J. 1993. *Bucillus thuringiensis*, an environmental biopesticide : theory and practice. UK : John Wiley & Sons Ltd, 37-104.

Fatima C. , Jürgen S. , Ute C. V. 2005. Calmodulin regulation of chloroplast protein import. *The Plant Journal*, 42 : 821-831.

Gill S. S. , Cowles E. A. , Pietrantono P. V. 1992. The mode of *Bucillus thuringiensis* endotoxins. *Annual Review of Entomology*, 37 : 615-636.

Hofte H. , Whiteley N. R. 1989. Insecticidal crystal protins of *Bucillus thuringiensis*. *Microbiology Reviews*, 53 : 242-255.

Howell C. R. , Hanson L. E. , Stipanovic R. D. , Puckhaber L. S. 2000. Induction of terpenoid synthesis in cotton roots and control of *Rhizoctonia solani* by seed treatment with *Trichoderma virens*. *Phytopathology*, 90 : 248-252.

Kim J. M. , Hyeon S. B. , Isogai A. , Suzuki A. 1984. Isolation of ophiobolin A and its analogs as inhibitors to photosynthesis. *Agricultural and Biolgical Chemistry*, 48 : 803-805.

Leng P. C. , Graves L. M. , Tipton C. L. 1988. Characterization of the interaction of ophiobolin A and calmodulin. *International Journal of Biological Chemistry*, 20 : 1 351-1 359.

Ninak Z. , Paul A. B. 1996. Biological control of Kudzu with the plant panthogen *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*. *Weed Science*, 44 : 645-649.

Kido G. S. , Spyhalski E. 1950. Antimycin A, an antibiotic with insecticidal and miticidal properties. *Science*, 112 : 172-173.

Patrick J. T. , David R. G. , Gerald P. I. 1993. Physiological Responses of Downy Brome (*Bromus tectorum*) Roots to *Pseudomonad fluorescens* Strain D7 Phytotoxin. *Weed Science*, 41 : 483-489.

Reddy V. S. , Ali G. S. , Reddy A. S. N. 2002. Genes encoding calmodulin-binding proteins in the *Arabidopsis* genome. *Journal of Biological Chemistry*, 277 : 9 840-9 852.

Ryals J. A. , Neuenschwander U. H. , Willits M. G. , Molina A. , Steiner H. Y. , Hunt M. D. 1996. Systemic acquired resistance. *Plant Cell*, 8 : 1 809-1 819.

Satoshi O. , Yuzuru I. 1964. Herbimycin, a new antibiotic produced by a strain of *Streptomyces*. *The Journal of Antibiotics*, 17:254-261.

Shen X. Y. , Krasnoff S. B. , Lu S. W. , Dunbar C. D. , O' Neal J. , Turgeon B. G. , Yoder O. C. , Gibson D. M. , Hamann M. T. 1999. Characterization of 6-epi-3-anhydroophiobolin B from *Cochliobolus heterostrophus*. *Journal of Natural Products*, 62:895-897.

Sugawara F. , Strobel G. , Strange R. N. , Siedow J. N. , Van Duyne G. D. , Clardy J. 1987. Phytotoxins from the pathogenic fungi *Drechslera maydis* and *Drechslera sorghicola*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 84:3 081-3 085.

Yedidia I. , Benhamou N. , Chet I. 1999. Induction of defense responses in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) by the biocontrol agent *Trichoderma harzianum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 65:1 061-1 070.

Yedidia I. , Benhamou N. , Kapulnik Y. , Chet I. 2000. Induction and accumulation of PR proteins activity during early stages of root colonization by the mycoparasite *Trichoderma harzianum* strain T-203. *Plant Physiology and Biochemistry*, 38:863-873.

Yedidia I. , Srivastva A. K. , Kapulinik Y. , Chet I. 2001. Effect of *Trichoderma harzianum* on microelement concentrations and increased growth of cucumber plants. *Plant and Soil*, 235:235-242.

Yedidia I. , Shoresh M. , Kerem Z. , Benhamou N. , Kapulnik Y. , Chet I. 2003. Concomitant induction of systemic resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans* in cucumber by *Trichoderma asperellum* (T-203) and accumulation of phytoalexins. *Applied and Environmental Microbiology*, 69:7 343-7 353.

Zhang W. M. , Waston A. K. 1997. Characterization of growth and conidia production of *Exesrohilum monocevas* on different substrates. *Biocontrol Science and Technology*, 7:75-86.

微生物群体感应信号物质及其在植物－微生物相互关系中的作用

第19章

王朋[①]　孔垂华[①②]

摘　要

具有群体感应(quorum-sensing,QS)的微生物通过相互交换群体感应信号分子,也称自体诱导分子(autoinducer,AI),来实现彼此间的信息交流。这些信号分子在细胞内外扩散,当积累到一定浓度时与转录活化蛋白发生相互作用,从而调节菌群细胞中的一系列特定基因的表达,如生物膜的形成、生物发光行为、毒性基因的表达和孢子的形成等。本章阐述微生物群体感应信息系统的分类及其调控机制和群体感应信号分子的研究进展,并从群体感应分子生化代谢途径、信号分子转导的耦合关系以及群体感应与土壤氮循环等角度,分析群体感应分子的生理生态特征。从群体感应与根际相互作用、群体感应与根瘤菌固氮及其在病原菌侵染植物过程中的作用和植物对群体感应信号分子的响应等方面,综述群体感应与植物－微生物相互作用的研究进展。

---

① 中国科学院沈阳应用生态研究所，沈阳 110016，E-mail：wangpeng@ iae. ac. cn
② 中国农业大学资源与环境学院，北京 100193，E-mail：kongch@ cau. edu. cn

前言

一般认为，微生物等单细胞生物缺乏像真核高等生物似的细胞间的信息交流。然而愈来愈多研究显示，细菌和一些真菌在生长过程中不仅可以单细胞个体进行活动，而且还能根据环境中各种信号分子感知环境的变化，进而调节反馈出相应生理行为，通过这种胞内、胞外独特的信号传导，细菌实现了与其他生物有机体的信息交流（宋水山，2006；Williams *et al.*，2007）。微生物，尤其是细菌在信息交流过程中往往通过群体感应（quorum sensing，QS）发挥作用，所谓群体感应就是微生物判定其邻近有多少同类进而调整自身行为的一种方式。例如，乌贼通过体内生物发光菌的同时发出荧光而通体发亮，以分散捕食者的注意力从而逃命。又如沙门氏菌，要等到集结成群后，才释放毒素致使其寄主患病（Whitehead *et al.*，2001）。

群体感应的起源可追溯到20世纪60年代，一些研究工作，诸如黏细菌（*Myxococcus xanthus*）的子实体形成（McVittie *et al.*，1962），链霉素生物合成以及灰色链霉菌的菌丝体形成（Khoklov *et al.*，1967），都表明细菌间存在群体行为。事实上，在单细胞的原核生物界，细胞间的通讯和协作是很常见的现象。直到Nealson等（1970）首次报道了费氏弧菌（*Vibrio fischeri*）的菌体密度与生物发光之间的关系，并进一步阐明这种生物发光现象是受细菌本身的群体感应调节系统所控制的（Salmond *et al.*，1995），即该细菌能产生一种在较低细胞密度下诱导发光的化学信号分子。后来，这个信号分子被鉴定为*N*－酰基高丝氨酸内酯（*N*－acyl homoserine lactone，AHL）（Eberhard *et al.*，1981）。随着AHL型信号分子在植物软腐病菌（*Erwinia carotovora*）、铜绿假单胞菌（*Pseudomonas aeruginosa*）和黏质沙雷氏菌（*Serratia marcescens*）等革兰氏阴性菌中相继被发现，由此引发大量相关研究。现已证实，AHL型自诱导物在调控孢子形成、Ti质粒的接合转移、生物发光、抗生素合成、生物固氮、细菌的群游以及毒性基因的表达和生物膜的形成等生理生化过程中起重要作用（Bainton *et al.*，1992a；1992b；Jones *et al.*，1993；Passador *et al.*，1993；Swift *et al.*，1993；Zhang *et al.*，1993）。为了描述这种AHL介导的细菌细胞间的化学通讯，Fuqua等（1994）首先引入"quorum sensing（群体感应）"这个术语。自此，关于群体感应方面的论文成指数式增长，以quorum sensing为关键词检索Web of Science可搜索出超过2 400篇论文（数据库年代，1994—2008）。这些论文不仅丰富了微生物群体感应研究内容，而且还为阐明不同微生物菌种QS系统的结构和功能提供了新的依据。

另外，在植物的地上部分、在维管束内尤其是在植物根表面和内部，都存在大量微生物（包括营共生和营寄生类群等），这样植物与微生物之间不可避免地存在复杂的相互作用关系。一方面，这些微生物的生命活动都是由植物光合作用产物来维持；另一方面，这些微生物也能对植物的健康和生产力产生重要影响，许多文献证实群体感应在植物－微生物相互关系中发挥重要作用（Braeken *et al.*，2008）。本章将综述群体感应信号分子、群体感应信号系统分类及其调控机制，并重点阐述

群体感应与植物－微生物相互作用的研究进展。

一、微生物群体感应系统及其作用机制

愈来愈多的研究发现，大多数的细菌都能通过分泌不同的化学信号分子（也称自体诱导物 autoinducer，AI）来进行交流和协调群体行为（陈峰，2005；Hastings and Greenberg，1999；Parsek and Greenberg，2000），但这些化学信号分子如何产生界定以及相应的特征还没有达成共识。Winzer 在 2002 年对此提出如下标准：细菌分泌的 QS 信号分子是在特定生长阶段或应对环境变化而产生的；QS 信号分子必须在细菌胞外累积并被特定受体识别；QS 信号分子浓度须达到响应阈值后才能启动群体感应行为；QS 引发的反应不包括化合物的普通代谢和脱毒等过程（Winzer *et al.*，2002）。虽然迄今报道的群体感应信号分子种类很多，但依据 Winzer 标准主要的信号分子是 *N*－酰基高丝氨酸内酯（AHLs）、寡肽类（oligopeptides）和呋喃酰基硼酸二酯（furanosyl borate diester，AI－2）三类（图 19.1）。



图 19.1　三种主要自体诱导物的结构

QS 系统就是由一定的群体感应信号分子及其受体以及下游调控蛋白组成。Camilli 和 Bassler（2005）按照自体诱导信号分子的性质以及感应模式，将细菌 QS 系统分为以下三个类型：① AHL 介导的革兰氏阴性菌 QS 系统，② 革兰氏阳性菌中寡肽介导的 QS 系统，③ LuxS/AI－2 型 QS 系统。

1. AHL 介导的革兰氏阴性菌 QS 系统

AHL 类自体诱导物　这类物质以高丝氨酸内酯环为母体，具体分子的结构差别在于 *N*－酰基的碳链长度以及 3－位侧链的取代基。侧链通过氨基与高丝氨酸内酯的环状部分连接起来形成酰基高丝氨酸内酯，因此，AHL 是由一个可变的酰基尾部与一个稳定的高丝氨酸内酯头部相连（图 19.1）。高丝氨酸内酯环具有亲水性，而 *N*－酰基的碳链则具有亲脂性，这样酰基高丝氨酸内酯类化合物可自由进出细胞膜（Fuqua *et al.*，2001）。表 19.1 列出了不同的酰基高丝氨酸内酯类信号分子的化学结构，以及各自调控的基因表达（Williams *et al.*，2007）。

LuxR/I 型 QS 系统调控机制　革兰氏阴性菌的群体效应一般都是以 AHLs 作为自体诱导物并由 LuxR/I 型 QS 系统调控（Ruby，1996）。LuxI 类合成酶蛋白负责催化 AHL 合成，许多 AHL 可以自由地穿过细胞膜，当细菌密度增大导致 AHL 分子在环境中积累到一定浓度时，AHL 进入细胞与受体－LuxR 调节蛋白结合，

LuxR - AHL 的复合体和 DNA 的启动子结合，启动由群体感应所调控的基因转录（Williams *et al.* ,2007；Lowery *et al.* ,2008 ）。

表 19.1　不同的酰基高丝氨酸内酯类信号分子的化学结构与功能

细菌	酰基高丝氨酸内酯类化合物	转录调节蛋白	信号分子合成酶	表型
Aeromonas hydrophila	C4 - HSL	AhyR	AhyI	生物膜形成，胞外蛋白酶分泌
Aeromonas salmonicida	C4 - HSL	AsaR	AsaI	胞外蛋白酶分泌
Agrobacterium tumefaciens	3 - oxo - C8 - HSL	TraR	TraI	质粒接合转移
Agrobacterium vitiae	C14:1 - HSL, 3 - oxo - C16:1 - HSL	AvsR	AvsI	毒性因子表达
Burkholderia cenocepacia	C6 - HSL, C8 - HSL	CepR, CciR	CepI, CciI	胞外酶分泌，生物膜形成，细菌群游，铁载体蛋白，毒性因子表达
Burkholderia pseudomallei	C8 - HSL, C10 - HSL, 3 - hydroxy - C8 - HSL, 3 - hydroxy - C10 - HSL, 3 - hydroxy - C14 - HSL	PmlIR1, BpmR2, BpmR3	PmlI1, PmlI2, PmlI3	毒性因子表达，胞外蛋白酶分泌
Burkholderia mallei	C8 - HSL, C10 - HSL	BmaR1, BmaR3, BmaR4, BmaR5	BmaI1, BmaI3	毒性因子表达
Chromobacterium violaceum	C6 - HSL	CviR	CviI	胞外酶合成，氰化物、色素合成
Erwinia carotovora ssp. *car otovora*	3 - oxo - C6 - HSL	ExpR/ CarR	CarI (ExpI)	碳青霉烯类抗生素合成，胞外酶分泌，毒性因子表达
Pantoea (*Erwinia*) *stewartii*	3 - oxo - C6 - HSL	EsaR	EsaI	胞外多糖合成
Pseudomonas aeruginosa	C4 - HSL; 3 - oxo - C12 - HSL	LasR, RhlR, QscR, VqsR	LasI, RhlI	胞外酶分泌，氢氰酸合成，生物膜形成

续表

细菌	酰基高丝氨酸内酯类化合物	转录调节蛋白	信号分子合成酶	表型
Pseudomonas aureofaciens	C6 – HSL	PhzR, CsaR	PhzI, CsaI	吩嗪类、蛋白酶合成,细菌形态建成,细菌群集
Pseudomonas putida	3 – oxo – C10 – HSL, 3 – oxo – C12 – HSL	PpuR	PpuI	生物膜形成
Pseudomonas chlororaphis	C6 – HSL	PhzR	PhzI	吩嗪 – 1 – 羧酸合成
Pseudomonas syringae	3 – oxo – C6 – HSL	AhlR	AhlI	胞外多糖合成,细菌群游,毒性因子表达
Rhizobium leguminosarum bv viciae	7 – cis – C14 – HSL/C6 – HSL/C7 – HSL/C8 – HSL,3 – oxo – C8 – HSL,3 – hydroxy – C8 – HSL	CinR, RhiR, RaiR, TraR, BisR, TriR	CinI, RhiI, RaiI	根瘤形成/共生,质粒接合转移,生长抑制;细菌进入稳定生长期
Rhodobacter sphaeroides	7 – cis – C14 – HSL	CerR	CerI	细菌群集
Serratia spp. ATCC 39006	C4 – HSL	SmaR	SmaI	抗生素、色素和胞外酶合成
Serratia liquefaciens MG1	C4 – HSL	SwrR	SwrI	细菌群游,胞外酶合成,生物膜形成,生物表面活性剂合成
Serratia marcescens SS – 1	C6 – HSL, 3 – oxo – C6 – HSL	SpnR	SpnI	色素和胞外酶合成
Serratia proteamaculans B5a	3 – oxo – C6 – HSL	SprR	SprI	胞外酶合成
Sinorhizobium meliloti	C8 – HSL,C12 – HSL, 3 – oxo – C14 – HSL, 3 – oxo – C16:1 – HSL, C16:1 – HSL,C18 – HSL	SinR, ExpR, TraR	SinI	根瘤形成/共生
Vibrio fischeri	3 – oxo – C6 – HSL	LuxR	LuxI	生物发光

续表

细菌	酰基高丝氨酸内酯类化合物	转录调节蛋白	信号分子合成酶	表型
Yersinia enterocolitica	C6 - HSL,3 - oxo - C6 - HSL,3 - oxo - C10 - HSL,3 - oxo - C12 - HSL,3 - oxo - C14 - HSL	YenR, YenR2	YenI	群游与群游能力
Yersinia pseudotuberculosis	C6 - HSL,3 - oxo - C6 - HSL,C8 - HSL	YpsR, YtbR	YpsI, YtbI	细菌群游、群集

2. 革兰氏阳性菌中寡肽介导的 QS 系统

革兰氏阳性菌一般利用寡肽(oligopeptides)类分子作为群体感应信号分子,这些寡肽亦被称作自体诱导肽(autoinducing peptide,AIP)(Shiner *et al.*,2005; Reading and Sperandio,2006)。所有的寡肽类物质都是在细胞质中由前导肽切割、加工而成为成熟的信号分子(郭嘉亮等,2007; Bauer and Robinson,2002),不同菌体中前导肽的长短及组成差异较大,形成的寡肽分子也不同。自体诱导肽分子中通常包含 5 ~ 34 个氨基酸,根据其化学结构的特异性,可分为 3 大类(Camilli and Bassler,2005; Williams *et al.*,2007):① oligopeptide lantibiotics,如 lactococcal nisin (Van der Meer *et al.*,1993; Quadri,2002);② the 16 - membered thiolactone peptides,如 AIP - 1(Ji *et al.*,1997; McDowell *et al.*,2001; Chan *et al.*,2004);③ the isoprenylated tryptophan peptides(Ansaldi *et al.*,2002; Okada *et al.*,2005)。

寡肽信号分子的浓度达到一定浓度阈值时,位于膜上的信号识别系统与之相互作用而启动特异的群体感应系统。该系统与革兰氏阴性细菌中的 LuxR/I 系统不同,是由双组分磷酸激酶组成的(Kleerebezem *et al.*,1997),当膜上激酶与信号分子识别后,促进激酶中组氨酸残基磷酸化,经过天冬氨酸残基的传递,最终把磷酸基团传递给受体蛋白,磷酸化后的受体蛋白能与特定靶位点结合,从而起到调控的作用(Williams *et al.*,2007)。

3. LuxS/AI - 2 型 QS 系统

与 AHLs 和 AIP 信号分子所具有的细菌特异性不同,另一种群体感应信号分子呋喃酰基硼酸二酯(furanosyl borate diester),亦称 AI - 2(图 19.1),可以在许多种的革兰氏阴性和革兰氏阳性细菌种间通讯中起重要作用。

哈氏弧菌(*Vibrio harveyi*)的群体感应系统能同时识别 AHL 分子(AI - 1)和 AI - 2型分子,即具有两种群体感应系统。其中,AI - 1 群体感应系统主要是调控种内细胞的信号传递,而 AI - 2 则介导细菌种间的信号交流(Miller and Bassler, 2001)。细菌识别 AI - 2 型信号分子的方式与革兰氏阳性细菌中双组分激酶的识

别系统完全一致，双组分激酶识别 AI－2 型分子后把磷酸化基团传递给受体蛋白，启动相关基因的表达（Williams *et al.*，2007）。

4．其他群体感应信号分子

除上述三类典型群体感应信号分子以外，还发现了一些其他信号分子，如 2－庚基－3－羟基－4－喹啉酮（PQS）（图 19.2）。PQS 与 3－oxo－C_{12}－HSL 和 C_4－HSL 作用相似，也可以调控铜绿假单胞菌（亦称绿脓杆菌，*Pseudomonas aeruginos*）毒性因子的表达（Holden *et al.*，2000）。还有一些脂肪酸类化合物，如在野油菜黄单胞菌（*Xanthomonas campestris*）发现的脂肪酸 11－甲基－十二烯酸（DSF）（图 19.2）以及劳尔氏菌（*Ralstonia solanacearum*）的一种脂肪酰甲酯 3－羟基－棕榈酸甲酯（PAME）（图 19.2），均可以调控毒性因子的表达。由此可见，通过 QS 进行基因调节是细菌中一种非常普遍的现象，而 AI 信号分子也同样具有化学多样性（Zhang *et al.*，2004）。最新的研究显示（Schaefer *et al.*，2008），光合细菌（*Rhodopseudomonas palustris*）可通过 acyl－HSL 合成酶利用细胞本身的 *p*－coumaric acid 为底物合成一种新型的 AHLs（图 19.2）。

图 19.2　其他类型细菌群体感应信号分子

5．真菌群体感应系统及其作用机制

真菌中的群体感应现象最初是由 Kügler 等（2000）在寄生性真菌荚膜组织胞浆菌的丝状体和酵母细胞两种形态转换调节中发现的。随后在白色念珠菌（*Candida albicans*）、酿酒酵母菌（*Saccharomyces cerevisiae*）和菜豆锈单孢菌（*Uromyces phaseoli*）都发现存在群体感应系统，而尤以对白色念珠菌群体感应系统研究得比较系统和深入（Hogan，2006）。许多研究都显示，金合欢醇（farnesol）和酪氨醇（tyrosol）是白色念珠菌群体感应信号分子（Ramage *et al.*，2002；Chen *et al.*，2004；Kruppa *et al.*，2004；Sato *et al.*，2004）。虽然目前金合欢醇和酪氨醇介导的 QS 系统调控机制尚不清楚，但金合欢醇抑制白色念珠菌的菌丝体和生物膜形成，而酪氨醇促进白色念珠菌由芽胞酵母向极性菌丝体转换（图 19.3），这些结果都充分证明金合欢醇和酪氨醇是白色念珠菌产生的两种群体感应信号分子。

金合欢醇　　金合欢酸

酪氨醇　　二甲氧基香豆酸　　三孢酸

YIIKGVFWDPAC

a因子

图 19.3　真菌群体感应信号分子

另外,从酿酒酵母菌培养液中发现的 a 因子(a - factor)和色氨醇(tryptophol)以及菜豆锈单孢菌(*Uromyces phaseoli*)产生的 3,4 - 二甲氧肉桂酸基甲硫氨酸(dimethoxycinnmate)都被证明是真菌的群体感应信号分子(Macko *et al.*,1970; Chen *et al.*,2004)。虽然已发现真菌产生的群体感应信号分子大多是参与菌体细胞形态转换的因子,但是随着对真菌群体感应系统研究的不断深入,诸如真菌群体感应信号分子的受体或靶标蛋白、转录因子以及信号转导途径、靶基因的调控等机制也将会被阐明(李曼等,2007)。

6. 群体感应信号分子的检测

目前主要通过生物和化学两种方法检测微生物群体感应信号分子。对于 AHLs 的检测方法很多都是基于 AHLs 的报告基因(如 *lux*,*gfp* 和 *lacZ*)融合技术(Bainton *et al.*,1992a; Shaw *et al.*,1997; Winson *et al.*,1998; Andersen *et al.*,2001),以及色素诱导方法而构建的生物检测菌株进行检测(McClean *et al.*,1997)。其基本原理是基于以大肠杆菌或根癌土壤杆菌为遗传背景的报告融合基因为材料进行构建,或者利用对紫色色杆菌(*Chrommbacterler vilaceum*)产生紫色杆菌素的诱导或抑制特性进行检测的,该菌紫色杆菌素的产生由 AHL 调节。通常方式是将这些菌株中的 AI 合成酶基因敲除,制成生物感应器(biosensor),即在没有外源 AI 的情况下不能产色素或发荧光。当环境中存在外源 AI 且超过 AI 浓度阈值时就会使其表现出野生型的表型,从而快速进行检测。这种方法对扩散性信号分子的检测简单、快捷,针对不同的信号分子还可以构建不同的检测菌株,因此生物检测菌株检测法得到了广泛的应用(王卉,2007)。

随着色谱和质谱联用技术的发展,使直接检测群体感应信号分子(AHLs 和 AI - 2)成为可能。对 AHLs 而言,其化学结构的精确鉴定需要借助高效液相色谱(HPLC)及其与质谱(MS)、核磁共振(NMR)联用等现代化学分析手段。在利用高效液相色谱来分离和定量研究 acyl - HSL 分子的同时,通过质谱和核磁共振来鉴

定 acyl－HSL 信息分子的性质(纂国红等,2007)。最近采用高效液相色谱分离 AHLs 并用质谱(或二级质谱)定性(量)分析已成功应用于环境和医学样品(Ortori *et al.* ,2007; Decho *et al.* ,2009),其中表 19.2 列出了典型 AHLs 分子的质谱鉴定数据。此外,信号分子的部分性质还可用反相 C_{18} 薄层色谱(TLC)鉴定,这是一种将物理化学检测与生物检测相结合的检测方法(Shaw *et al.* ,1997)。一般操作是将待测样品及标准物通过反相 C_{18} 薄层色谱分离,然后在上面覆盖一层含有检测菌株的琼脂,恒温培养后,参照标准定性检测 AI 化合物种类及结构等初始信息。

表 19.2 AHLs 分子检测的典型质谱碎片特征(Ortori *et al.* ,2007; Decho *et al.* ,2009)

酰基高丝氨酸内酯	分子离子 $[M+H]^+$ (m/z)	碎片离子 内酯部分(m/z)	酰基链部分 (m/z)
C_4-	172	102	71
C_6-	200	102	99
3－*oxo*－C_6-	214.1	102	113
C_7-	213	102	112
C_8-	228.1	102	127
3－*oxo*－C_8-	242	102	141
C_{10}-	256	102	155
C_{12}-	284	102	183
C_{14}-	312	102	211

注:只有 C_4－AHL 不产生酰基链部分离子碎片$[M=H-101]^+$,而采用 $[M+H-18]^+=154$ 方法计算。根据碰撞诱导解离技术,分子离子来源于酰基高丝氨酸内酯,裂解成两部分碎片离子产物,即内酯部分(m/z 102)和酰基链部分 $[M+H-101]^+$。

同样,对于 AI－2 分子除了采用报告融合基因的生物法测定外,也可采用色谱和质谱联用方法进行直接鉴定。最近采用柱前衍生化气相色谱和质谱联用方法成功分析了 AI－2 分子的前体物质 DPD(图 19.4),其基本策略是先用衍生化试剂 *N*－methyl－*N*－(trimethylsilyl)－trifluoroacetamide(MSTFA)把 DPD 处理成稳定的奎啉衍生物(图 19.4),再通过程序升温的色谱条件和相应的质谱条件[如 EI－MS (70 eV):m/z(%)=112(100)$[M]^+$,84(53),56(23),42(11)]进行定性(量)检测(Thiel *et al.* ,2009)。

图 19.4 DPD 衍生化策略

二、群体感应信号分子的生理生态特征

1. 群体感应信号分子的生化代谢途径与代谢消耗

由于群体感应信号传导受诸多因素影响而不易量化，导致准确定量细菌交流的代谢消耗比较困难。因此，目前主要考虑与群体感应信号分子产生有关的生化代谢途径（图 19.5）及其基本代谢消耗（表 19.3）。在第三类 LuxS/AI－2 型群体

前体蛋白 —转运、加工→ 寡肽

A

CFS

AgrD1

B

N-(3-oxohexanoyl)-homoserine lactone

N-(3-oxododecanoyl)-homoserine lactone

甲基转移酶

SAM

SAH

C

A

Hcy

LuxS

DPD

图 19.5　三种典型群体感应信号分子的生化代谢途径

（Keller and Surette，2006）

表 19.3 群体感应信号分子的代谢消耗

信号分子	代谢消耗	示　　例
寡肽	高	184 ATP（*Staphlococcus aureus* 用于合成 AgrD 蛋白）
AHLs	中等	8 ATP（*P. aeruginosa* 用于合成 C4 - HSL）
AI - 2	低	0 ~ 1 ATP

感应系统中,AI - 2 信号分子的合成起始底物与合成 AHL 信号分子的底物一样,都是腺苷甲硫氨酸,经过一系列中间反应,由 LuxS 编码的蛋白酶催化形成 AI - 2 型分子前体物,最后在硼离子的参与下形成呋喃酮酰硼酸二酯,而其代谢消耗最低甚至没有能量消耗(图 19.5C,表 19.3)。

在寡肽类信号分子及其介导的革兰氏阳性细菌群体感应系统中,其信号分子产生一般要经过前体蛋白的产生并加工成活性分子,再分泌到胞外等过程(图 19.5A)。该过程需要消耗大量能量(表 19.3)。这些寡肽类信号分子通常具有高度特异性,有时在同一种内的不同菌株之间都存在差异,另外,其对一些菌株是信号分子,而对另一些菌株则可能是抑制物。据此推断,特异性的寡肽类信号分子似乎在种内竞争以及协作等行为方面起重要作用(Keller and Surette, 2006)。另一类介导革兰氏阴性细菌群体感应的信号分子是 AHLs,其合成起始底物是腺苷甲硫氨酸(*S* - adenosylmethionine, SAM),其代谢消耗居中等水平(图 19.5B,表 19.3)。

2. 细胞内外小分子信号传导的耦联

自然界中,细菌细胞时刻都在识别环境的变化(胞外刺激),并将胞外信号跨膜传递到细胞内,转化为胞内第二信使,进而对环境变化产生响应。最近研究表明,3,5 - 环二鸟苷酸(cdiGMP)可能是多种胞外信息跨膜转换为胞内信使的结点,并且还发现它同群体感应一样可以调控一些复杂的过程,如生物膜形成和致病因子表达等(Camilli and Bassler,2005)。再如,大多数细菌细胞合成含 DGC 和 PDEA 结构域的蛋白质,其活力受控于许多环境的刺激因子(如分子氧、氨基酸和电子等),并且这些蛋白质多属于含有传感结构域的跨膜蛋白或与膜偶联的蛋白质。由此推测,DGC 和 PDEA 可能在把胞外信息传递到细胞质中发挥重要作用。因此,cdiGMP 似乎是许多胞外信号共用的第二信使(图 19.6)。既然群体感应系统和 cdiGMP 信号都能调控一些复杂的过程,因此有理由相信这两种信号途径之间可能有关联。

3. 细菌群体感应与土壤氮循环

由于植物不能直接吸收利用大分子有机氮,致使氮成为温带陆地生态系统植物生长重要的限制因子(Curl and Truelove,1986; Vitousek and Howarth,1991)。大部分土壤氮是有机氮,主要以几丁质、蛋白质和脂蛋白以及核酸等组成(Paul and Clark,1996; Myrold,1999)。而植物能利用的主要是无机态氮(氨态氮和硝态氮),

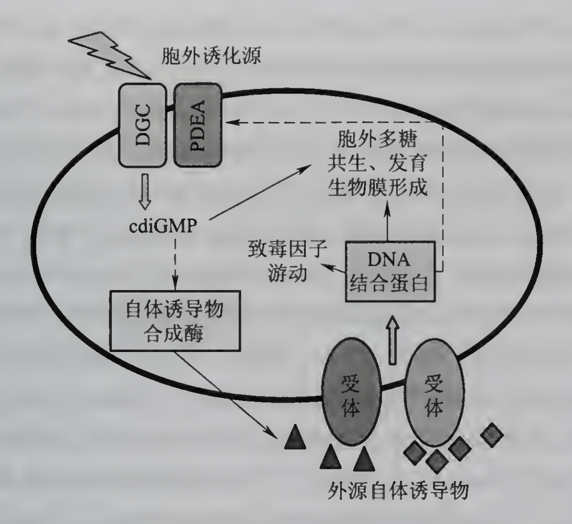


图 19.6 细菌细胞内外小分子信号转导的耦联关系（Camilli and Bassler,2005）

它们是土壤有机氮的矿化产物。在土壤有机氮的矿化过程中，主要是由土壤微生物分泌的胞外酶（如几丁质酶和蛋白酶等）催化完成的（Phillips *et al.* ,2003；Schimel and Bennett,2004）。现已证实，细菌分泌胞外酶又是受群体感应系统调控的（de Kievit and Iglewski,2000），特别是在许多病原菌致病过程中胞外酶活性也是受控于群体感应。这些病原菌包括常见的 γ－变形菌纲（Gammaproteobacteria）的铜绿假单胞菌 *P. aeruginosa* PAO1（Passador *et al.* ,1993），荧光假单胞菌 *Pseudomonas fluorescens*（Worm *et al.* ,2000），肠杆菌 *Enterobacteria* spp.（Rasch *et al.* ,2005），嗜水气单胞菌 *Aeromonas hydrophila*（Swift *et al.* ,1999），软腐病菌 *Erwinia carotovora*（Jones *et al.* ,1993；Pirhonen *et al.* ,1993），*Serratia* spp.（Eberl *et al.* ,1996），以及弧菌等 *Vibrio* spp.（Croxatto *et al.* ,2002），也包括属于 β－变形菌纲（Betaproteobacteria）的洋葱伯克霍尔德菌 *Burkholderia cepacia*（Aguilar *et al.* ,2003）和紫色色杆菌 *Chromobacterium violaceum*（Chernin *et al.* ,1998）等。这样，细菌的群体感应也应该对土壤氮循环，特别是氮的矿化产生影响。DeAngelis 2008 年在研究野燕麦根际细菌群体感应时发现，根际土中几丁质酶、蛋白酶、菌细胞密度以及可溶性有机氮均比非根际土壤要高，而且仅在根际土壤检测出的小于 3 000 的低相对分子质量的可溶性有机氮约占 15%。同时，也观察到根际 AHLs 显著高于非根际土壤。进一步从根际鉴定出 533 个菌株，其中 24% 具有几丁质酶和蛋白酶并能产生 AHLs。由此推断，群体感应是植物根际氮矿化过程中的一个重要控制点（DeAngelis *et al.* ,2008）。

三、群体感应在植物－微生物相互关系中的作用

1. 植物－微生物相互关系

植物与微生物在根际的化学作用很早就被认识，1904 年 Hiltner 就发现在根系

周围微生物种群激增的现象。现已证明,这一根际效应是土壤微生物通过对植物根分泌信息物质的化学趋向响应(chemotactic response)在根际聚结,进而形成微菌落或聚集体(Begonia and Kremer,1999; Bacilio - Jimenez *et al.*,2003)。植物根分泌物不仅导致土壤微生物种群的变化,而且由这些植物根分泌信息物质驱动还将在根际发生一系列有益的或有害的化学作用(Bertin *et al.*,2003; Bais *et al.*,2006)。有益的一面体现在植物与微生物种间互惠双赢,主要包括固氮菌,菌根真菌和内生菌,以及植物促生菌(plant growth promotion rhizobacteria,PGPR)。PGPR可通过化学识别定殖在根际,特别是根分泌物中的糖类和氨基酸能促进 PGPR 向根表面产生化学趋向响应(Somers *et al.*,2004)。另外,根分泌物不仅能对一些用于生防的 PGPR 的鞭毛运动产生影响(Shrout *et al.*,2006),还通过在植物根表面形成保护性生物膜而限制病原菌进入根表,或者产生抗菌的环肽类物质来帮助植物防御病原菌的入侵(Bais *et al.*,2004)。另外,植物还分泌抗菌物质、细菌生物膜形成抑制物(biofilm inhibitor)以及群感效应拟态物质(quorum-sensing mimics)等应对微生物的策略(Bais *et al.*,2008)。有害的一面是病原菌可以通过 QS 调控在根际生长、定殖和侵染植物,从而危害植物健康(Watt *et al.*,2006)。

2. AHL 群体感应系统与根际相互作用

根际(rhizosphere)是指存在于根/土界面毫米级的动态区域。根际存在着复杂的化学生态过程(Shaw *et al.*,2006),包括根与土壤微生物、土壤动物以及邻近植物的根之间的相互作用等,其中根与土壤有益微生物或病原微生物之间的化学作用是一个极为重要的方面(Hirsch *et al.*,2003)。植物光合作用产物通过根系释放到根际并与土壤及土壤中的生物产生相互作用(Pinton *et al.*,2001;Farrar,2003)。微生物群落通过利用这些物质从而形成一个有利于植物 - 微生物相互作用的土壤微域(Bais *et al.*,2004)。另一方面,病原菌也能在根际聚结定殖从而侵染植物导致植物致病甚至死亡。因此,植物在与病原菌选择进化中形成许多抵御病害的策略,一个有效途径是在根际通过化学趋向作用(chemotaxis)吸引植物促生菌(PGPR)到根际定殖以阻止病原菌靠近根际(Bertin *et al.*,2003; Bais *et al.*,2006)。PGPR 对病原菌的生防机制,通常的解释是竞争底物、产生抑菌物质和诱导系统抗性(induction of systematic resistance,ISR)等(Compant *et al.*,2005; Haas and Defago,2005)。

根际的各种信号分子不仅能调控根际生物的数量和活性,还能对植物根和茎的生长产生重要影响。根际生物(包括土壤动物和微生物等)能通过矿质营养、抗生素、植保素(phytotoxins)和黏液(mucilages)等来影响根际化学性质(Watt *et al.*,2006),从而对作物健康和产量产生重要影响。一个典型例子是假单胞菌产生的抗生素 2,4 - 二乙酰基间苯三酚(2,4 - diacetyl - phloroglucinol,2,4 - DAPG)防御土壤病原菌(Keel *et al.*,1992)。另一个典型例子是 NOD 因子与类黄酮(一种信号分子)的化学识别及其影响结瘤(Brencic and Winans,2005)。尽管许多特异性信号分子对丛枝菌根真菌(AMF)和根病生物的调控机制入侵还需进一步阐明,但由

根际细菌产生的 AHL 信号分子对作物生产的影响日益突出。

愈来愈多研究表明,从根际分离的变形菌纲细菌能通过产生的 AHL 信号分子调控相关基因表达,进而控制其群体行为,这些细菌包括致病菌 *P. aureofaciens*, *P. chlororaphis*, *P. putida*, *P. syringae*、*Burkholderia*、*Serratia*、*Erwinia* 和 *Ralstonia* 以及与豆科固氮有关的根瘤菌(Cha *et al.*, 1998; Lithgow *et al.*, 2000; Gonzalez and Marketon, 2003)。早期研究发现,小麦全蚀病(take-all disease)由致病真菌 *Gaeumannomyces graminins* var. *tritici* 引起,而生防菌 *P. aureofaciens* 菌株 30 - 84 可通过 AHL 群体感应系统(PhzI/PhzR)调控合成并分泌吩嗪(phenazine)类抗生素来防治(Pierson *et al.*, 1994; Wood *et al.*, 1997)。后期研究又发现该菌存在第二个 AHL 群体感应系统(CsaI/CsaR),负责调控根际定殖等重要功能(Zhang and Pierson, 2001)。另外,两株属于 *P. putida* 的有益细菌(*P. putida* 菌株 IsoF 和 WCS358)都可凭借 PpuI/PpuR AHL 群体感应系统产生信号分子($3-oxo-C_{12}-AHL$)来对根际定殖和生物膜形成进行调控(Bertani and Venturi, 2004)。

3. 群体感应在根瘤菌固氮中的作用

许多土壤微生物以及能与植物形成共生或寄生关系的微生物都具有群体感应系统(Cubo *et al.*, 1992)。根瘤菌与豆科植物相互作用形成根瘤和固氮的过程极其复杂,既有两种生物之间一系列连续的信息传递,也有 *nod* 基因及 *nif* 和 *fix* 基因的参与(郑会明等, 2005; Zhu *et al.*, 2003)。研究表明,根瘤菌属(*Rhizobium*)、中慢生型根瘤菌属(*Mesorhizobium*)和中华根瘤菌属(*Sinorhizobium*)都存在群体感应系统,而这些群体感应系统通常是多层次、复杂和交互的。Marketon 等(2002)对豌豆根瘤菌(*Rhizobium leguminosarum bv. viciae*)群体感应系统的研究结果显示,它含有 4 个群体感应系统(*rai*, *rhi*, *cin* 和 *tra*),产生 6 种 AHLs 分子(包括一个特殊的 C_7-HSL)。其中,*rhi* 系统位于 pRLlJI 质粒上,由 *rhiR*(*luxR* 同系物)、*rhiI*(*luxI* 同系物)和 *rhiABC* 操纵子组成,能合成三种短链 AHLs,分别为 C_6-HSL、C_7-HSL 和 C_8-HSL(Lithgow *et al.*, 2000)。该系统通过 RhiR 对 *rhiABC* 的调节来影响豌豆根瘤菌与植物的早期共生过程,并能抑制异黄酮的产生,从而在系统中产生长链的 $3-OH-C_{14:1}-HSL$(Wilkson *et al.*, 2002)。Daniels 等(2002)发现苜蓿根瘤菌 CNPAF512 菌株的 *rai* 和 *cin* 基因定位在染色体上,可产生 7 种 AHLs 并影响苜蓿根瘤菌的生长。汪洋等(2007)在对中华根瘤菌(*Sinorhizobium* sp. 1128)自体诱导物合成酶基因进行筛选时发现了一个自体诱导物合成酶基因 *traI*,它与草木樨中华根瘤菌 *Sinorhizobium medicae*WSM419 的 LuxI 类自体诱导物合成酶(autoinducer synthase)*traI* 相比具有高度同源性。最近,曲媛等(2008)也利用草木樨中华根瘤菌 *Sinorhizobium medicae*WSM419 自体诱导物合成酶基因 *Smed_1560* 来设计引物并筛到一个新基因 *tra2*,其功能是对结瘤产生影响。

根瘤菌可以通过 AHLs 介导的群体感应系统参与调节根瘤菌与植物的共生过程(Lithgow *et al.*, 2000)。豌豆根瘤菌(*Rhizobium leguminosarum bv. viciae*)中还会引起侵染期的提前而诱导激活 *rhiABC* 启动子,而菜豆根瘤菌(*Rhizobium etli*)通过

群体感应系统调节影响其入侵大豆时形成的根瘤数目等(Lithgow *et al.*,2000)。

4. 群体感应在病原菌侵染植物过程中的作用

在土壤和根际聚集的有害的微生物(pathogen)可以通过产生致毒因子并以直接侵染或分泌毒素两种方式影响植物的生长,现已发现,有害的微生物对植物的致病过程也受控于微生物的群体感应,尤其是许多细菌利用该系统调控体内特定基因的表达(Williams *et al.*,2007)。假单胞菌属的植病菌 *P. syringae* 一直被报道具有群体感应,并能合成 AHLs 信号分子(Dumenyo *et al.*,1998; Elasri *et al.*,2001)。*P. syringae* pv. *syringae* 是蚕豆褐斑病原体,具有 AhlI/AhlR 调控产生的3 - oxo - C_6 - AHL 分子能影响细胞聚集和附生适宜性(epiphytic fitness)(Quinones *et al.*,2004)。水稻细菌性谷枯病病原菌(*Burkholderia glumae*)同样可利用 AHL 群体感应而在致病过程中发挥重要作用,其 AHL QS(TofI/TofR)能调节 C_8 - AHL 分子的产生并通过调控毒黄素(toxoflavin)表达进而提高对水稻的致病性(Kim *et al.*,2004)。植物软腐病菌可以通过群体感应系统调控与致病有关的胞外酶的产生,当其菌体密度达到或超过某一阈值后分泌胞外酶来降解植物组织和破坏植物的防御(de Keevit and Iglewski,2000)。欧文氏菌属细菌,包括 *E. carotovora*, *E. stewartii* subsp. *stewartii*(Ess; synonym *P. stewartii*)和 *Erwinia chrysnathemi* In *E. carotovora* 等,属于内杀性革兰氏阴性植病菌(necrotrophic plant pathogens),不仅产生 3 - oxo - C_6 - AHL 信号分子(Swift *et al.*,1993),而且还产生许多胞外酶(Barras *et al.*,1994)和碳青霉素烯类抗生素 1 - carbapen - 2 - em - 3 - carboxylic acid 和 carbapenem(Bainton *et al.*,1992a; McGowan *et al.*,1995; 2005)。采用基因工程方法,将 AHLs 降解酶基因(AiiA)模式植物的群体感应淬灭技术(QS quenching)已在转基因烟草(Mae *et al.*,2001)和转基因马铃薯(Dong *et al.*,2001)应用并对软腐病菌表现出较好的抗性。

另外,植物病原菌 *Ralstonia solanacearum* 和 *Serratia* 也都被报道能通过 AHLs 群体感应系统调节胞外多糖和胞外酶等因子进而提高致病力(Flavier *et al.*,1997b,1998; Thomson *et al.*,2000; Slater *et al.*,2003; Ovadis *et al.*,2004; Fineran *et al.*,2005)。鉴于此,利用细菌的群体感应系统对细菌的某些功能进行干扰(促进或抑制),可以达到有益于人类的目的。因此,在揭示植物与微生物根际化学作用的前提下,从植物根代谢物中鉴定和筛选群体感应拟态物质是一个极具前景和挑战性的研究课题。

5. 植物对群体感应信号分子的响应

细菌侵染植物通常要依赖于周围细菌细胞间的群体感应信号的交换,反过来,植物也能对这些细菌所发出的信号做出响应。特别重要的是,植物还能通过分泌化合物模仿细菌群体效应信号分子,从而干扰细菌间的群体感应调控。

现已发现,植物可以感知细菌群体感应信号分子,并产生诱导性系统防御反应。Mathesius 等(2003)通过蛋白质组学方法,用 10^{-9} mol/L 的 AHL 处理苜蓿(*Medicago truncatula*)根后发现有 150 多种蛋白质的积累发生了显著变化,其中约

17%的蛋白质参与寄主植物的防御反应，而其他蛋白质在初级代谢、植物激素反应、转录调节、蛋白质加工或细胞骨架活动中发挥作用。同样，AHL 处理番茄根后也可以在其茎上引发一些防御反应（Hartmann *et al.*，2004）。用高丝氨酸内酯［细菌降解 AHL 的产物之一（图 19.7A）］处理豌豆根部可提高气孔通透性和蒸发作用，进而导致更多的水分和营养流向根际以促进植物和细菌的生长（Joseph and Phillips，2003；Lin *et al.*，2003）。这些结果说明植物可能具有检测细菌所感知的临界浓度甚至更低浓度的 QS 信号分子存在的能力，并且利用这些信息建立一套全面而复杂的反应系统。

图 19.7　HL，AHLs 拟态物质和 AHLs 抑制剂的结构

A：homoserine lactone（HL），B：*Delisea* furanone（AHL 类似物），

C：C－30 synthetic furanone（AHLs 抑制物）

除了与植物形成共生关系的微生物自身能产生群体感应信号 AHLs 外，高等植物自身也会产生一种类似 AHLs 的信号分子参与调节微生物的行为，从而避免遭受病害，如豌豆（*Pisum sativum*）可以产生一种 AHLs 类似物干扰与之共生的几种根瘤菌的群体感应调控（Rodelas *et al.*，1999）。番茄、苜蓿和水稻根际的化合物都能影响细菌的群体感应（宋水山，2006；Degrassi *et al.*，2007；Teplitski *et al.*，2000），特别是水稻根代谢物质对高度特异的 *aiiA* 基因编码的 AHLs 信号分子降解酶敏感，并能活化三种不同的 AHLs 信号分子报告菌株（Degrassi *et al.*，2007）。其实，在植物－微生物相互作用的选择进化过程中，植物和藻类是可以通过产生和分泌群体感应拟态物质，来模拟细菌产生的群感效应信号分子功能以达到干扰或调节细菌行为的目的（Bauer *et al.*，2005）。目前研究最多的群体感应拟态物质是卤化呋喃（图 19.7B），它首先在海洋红藻（*Delisa pulchra*）中被发现，其在结构上与细菌的群感效应分子具有相似性（Givskov *et al.*，1996；Newton and Fray，2004；Bauer and Mathesius，2004）。同时，人工合成的卤化呋喃类似物（图 19.7C）也已被证实具有群体感应功能（Bauer *et al.*，2005）。另外，呋喃类 AHL 拟态物质还能在体外影响铜绿假单胞菌生物膜结构、减弱铜绿假单胞菌的致病力，以及改变海洋藻类表面的微生物群落结构等（Teplitski *et al.*，2004；Mathesius *et al.*，2003）。

四、结语与展望

自 20 世纪 90 年代以来，对微生物群体感应系统的研究日趋深入并在生物技术、医药、农业和生态学方面得到广泛应用。虽然受研究方法和手段的局限，目前对植物响应细菌群体感应信号的认识还仅大多在植物能够感应细菌 QS 信号（如

AHL)的层面，但已阐明的微生物群体感应信号分子的结构已经表现出了化学多样性，并且许多微生物合成并分泌出的低分子有机化合物(包括抗生素)也能表现出具有群体感应信号分子的功能(Yim *et al.*,2006; 2007)。由此可见，现在微生物群体感应及其信号分子的研究已经成为当前科学研究的热点之一，并且发展迅猛，相信不久微生物群体感应的基础理论研究就会取得突破性进展。

然而，在关于植物所产生的细菌 QS 信号分子拟态物质的化学结构和性质、细菌 AHL 信号在植物体内的信号传导途径以及其受体和受体特异性等方面还缺乏了解(Bauer and Mathesius,2004)。为了全面了解植物对微生物群体感应信号物质的响应，需要从系统生物学角度进行全面深入研究。例如，利用模式植物(如拟南芥和水稻等)创建和利用 AHL 受体突变株等方法进一步揭示植物对细菌 QS 信号(如 AHL)的响应机制。再如，在揭示植物与微生物根际化学作用的前提下，从植物根代谢物中鉴定和筛选群感效应拟态物质。这些都是极具前景和挑战性的科学问题(王朋,2008)。因此，加强对植物产生的各种微生物群体感应拟态物质的分离鉴定，并阐明其作用机制，将有助于推动基于化学生态学原理的植物抗病性研究的发展。

参考文献

陈峰.2005.微生物的群感应信号分子.上海农业学报,21:98-102.

李曼,邱健,宋水山.2007.真菌中的群体感应系统.微生物学通报,34:566-568.

郭嘉亮,陈卫民.2007.细菌群体感应信号分子与抑制剂研究进展.生命科学,19:224-232.

曲媛,杨梦华,郑会明,钟增涛,朱军.2008.中华根瘤菌 *Sinorhizobium* sp.1128 自体诱导物合成酶基因的克隆及对生理功能的影响.微生物学报,48:1 314-1 318.

宋水山.2006.酰基高丝氨酸内酯——细菌与真核生物之间信息交流的介导分子.自然科学进展,16:933-939.

王卉.2007.外源蛋白介导的信号干扰对细菌的群体感应系统及相关生理功能的影响.南京农业大学博士论文.

王朋.2008.化感物质鉴定及其在土壤中的活性——以三裂叶豚草、水稻为例.中国科学院研究生院博士论文.

汪洋,郑会明,杨梦华,钟增涛,朱军.2007.中华根瘤菌自体诱导物合成酶基因的筛选及其在大肠杆菌中的表达.微生物学报,47:838-842.

郑会明,钟增涛,陈一楠,朱军. 2005.根瘤菌与群感效应.生态学杂志,24:547-550.

纂国红,董明盛,吴胜明,陈晓红,姜梅.2007.HPLC-MS 法检测 *N*-酰基高丝氨酸内酯类信号分子.分析测试学报,26:417-419.

Aguilar C., Friscina A., Devescovi G., Kojic M., Venturi V. 2003. Identification of quorum-sensing-regulated genes of *Burkholderia cepacia*. *Journal of Bacteriology*,185:6 456-6 462.

Andersen J. B., Heydorn A., Hentzer M., Eberl L., Geisenberger O., Christensen B. B., Molin S., Givskov M. 2001. gfp-based *N*-acyl homoserine-lactone sensor systems for detection of bacterial communication. *Applied and Environmental Microbiology*,67:575-585.

Ansaldi M., Marolt D., Stebe T., Mandic-Mulec I., Dubnau D. 2002. Specific activation of the Bacillus

quorum-sensing systems by isoprenylated pheromone variants. *Molecular Microbiology*, 44: 1 561-1 573.

Bacilio-Jimenez M., Aguilar-Flores S., Ventura-Zapata E. 2003. Chemical characterization of root exudates from rice(*Oryza sativa*) and their effects on the chemotatactic response of endophytic bacteria. *Plant and Soil*, 149:271-277.

Bainton N. J., Stead P., Chhabra S. R., Bycroft B. W., Salmond G. P. C., Stewart G. S. A. B., Williams P. 1992a. A general role for the lux autoinducer in bacterial cell signalling: control of antibiotic synthesis in *Erwinia*. *Gene*, 116:87-91.

Bainton N. J., Stead P., Chhabra S. R., Bycroft B. W., Salmond G. P. C., Stewart G. S. A. B., Williams P. 1992b. *N*-(3-oxohexanoyl)-L-homoserine lactone regulates carbapenem antibiotic production in *Erwinia carotovora*. *Biochemical Journal*, 288:997-1 004.

Bais H. P., Broeckling C. D., Vivanco J. M. 2008. Root exudates modulate plant-microbe interactions in the rhizosphere// Karlovsky P. *Secondary Metabolites in Soil Ecology. Soil Biology 14*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.

Bais H. P., Fall R., Vivanco J. M. 2004. Biocontrol of *Bacillus subtilis* against infection of *Arabidopsis* roots by *Pseudomonas syringae* is facilitated by biofilm formation and surfactin production. *Plant Physiology*, 134:307-319.

Bais H. P., Weir T. L., Perry L. G., Gilroy S., Vivanco J. M. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57:233-266.

Barras F., van Gijsegem F., Chatterjee A. K. 1994. Extracellular enzymes and pathogenesis of soft-rot *Erwinia*. *Annual Review of Phytopathology*, 32:201-234.

Bauer W. D., Mathesius U. 2004. Plant responses to bacterial quorum-sensing signals. *Current Opinion in Plant Biology*, 7:429.

Bauer W. D., Mathesius U., Teplitski M. 2005. Eukaryotes deal with bacterial quorum sensing. *ASM News*, 71:129-135.

Bauer W. D., Robinson J. B. 2002. Disruption of bacterial quorum sensing by other organisms. *Current Opinion in Biotechnology*, 13:234-237.

Begonia M. F., Kremer J. R. 1999. Chemotaxis of deleterious rhizobacteria to birdfoot trefoil. *Applied Soil Ecology*, 11:35-42.

Bertani I., Venturi V. 2004. Regulation of the *N*-acyl homoserine lactone-dependent quorumsensing system in rhizosphere *Pseudomonas putida* WCS358 and cross-talk with the stationaryphase RpoS sigma factor and the global regulator GacA. *Applied and Environmental Microbiology*, 70:5 493-5 502.

Bertin C., Yang X. H., Weston L. A. 2003. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 256:67-83.

Braeken K., Daniels R., Ndayizeye M., Vanderleyden J., Michiels J. 2008. Quorum Sensing in Bacteria-Plant Interactions// Nautiyal C. S., Dion P. *Molecular Mechanisms of Plant and Microbe Coexistence. Soil Biology 15*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.

Brencic A., Winans S. C. 2005. Detection of and response to signals involved in host-microbe interactions by plant-associated bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 69:155-194.

Camilli A., Bassler B. L. 2005. Bacterial small-molecule signaling pathways. *Science*, 311:1 113-1 116.

Cha C., Gao P., Chen Y. C., Shaw P. D., Farrand S. K. 1998. Production of acyl-homoserine lactone

quorum-sensing signals by gram-negative plant-associated bacteria. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 11:1 119-1 129.

Chan W. C., Coyle B. J., Williams P. 2004. Virulence regulation and quorum sensing in *Staphylococcal* infections: competitive AgrC antagonists as quorum sensing inhibitors. *Journal of Medicinal Chemistry*, 47:4 633-4 641.

Chen H., Fink G. R. 2006. Feedback control of morphogenesis in fungi by aromatic alcohols. *Genes & Development*, 20:1 150-1 161.

Chen H., Fujita M., Feng Q., Clardy J., Fink G. R. 2004. Tyrosol is a quorum-sensing molecule in *Candida albicans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101:5 048 -5 052.

Chernin L. S., Winson M. K., Thompson J. M., Haran S., Bycroft B. W., Chet I., Williams P., Stewart G. S. A. B. 1998. Chitinolytic activity in *Chromobacterium violaceum*: substrate analysis and regulation by quorum sensing. *Journal of Bacteriology*, 180:4 435-4 441.

Compant S., Duffy B., Nowak J., Barka E. A. 2005. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and Environmental Microbiology*, 71:4 951-4 659.

Croxatto A., Chalker V. J., Lauritz J., Jass J., Hardman A., Williams P., Camara M., Milton D. L. 2002. VanT, a homologue of *Vibrio harveyi* LuxR, regulates serine, metalloprotease, pigment, and biofilm production in *Vibrio anguillarum*. *Journal of Bacteriology*, 184:1 617-1 629.

Cubo M. T., Economou A., Murphy G., Johnston A. W., Downie J. A. 1992. Molecular characterization and regulation of the rhizosphere-expressed genes *rhiABCR* that can influence nodulation by *Rhizobium leguminosarum* biovarv iciae. *Journal of Bacteriology*, 174:4 026-4 035.

Curl E. A., Truelove B. 1986. *The Rhizosphere. Advanced Series in Agricultural Sciences*, *Vol. 15*. New York, USA: Springer-Verlag.

Daniels R., De Vos D. E., Desair J., Raedschelders G., Luyten E., Rosemeyer V., Verreth C., Schoeters E., Vanderleyden J., Michiels J. 2002. The cin quorum sensing locus of *Rhizobium etli* CNPAF512 affects growth and symbiotic nitrogen fixation. *Journal of Biological Chemistry*, 277:462-468.

de Kievit T. R., Iglewski B. H. 2000. Bacterial quorum sensing in pathogenic relationships. *Infection and Immunity*, 68:4 839-4 849.

Decho A. W., Visscher P. T., Ferry J., Kawaguchi T., He L., Przekop K. M., Norman R. S., Rei R. P. 2009. Autoinducers extracted from microbial mats reveal a surprising diversity of *N*-acyl homoscrine lactones (AHLs) and abundance changes that may relate to diel pH. *Environmental Microbiology*, 11:409-420.

DeAngelis K. M., Firestone M. K., Lindow S. E. 2007. Sensitive Whole-Cell Biosensor Suitable for Detecting a Variety of *N*-Acyl Homoserine Lactones in Intact Rhizosphere Microbial Communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 73:3 724-3 727.

DeAngelis K. M., Lindow S. E., Firestone M. K. 2008. Bacterial quorum sensing and nitrogen cycling in rhizosphere soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 66:197-207.

Dcgrassil G., Devescovil G., Solis R., Venturi V. 2007. *Oryza sativa* rice plants contain molecules that activate different quorum-sensing *N*-acyl homoserine lactone biosensors and are sensitive to the specific AiiA lactonase. *FEMS Microbiology Letters*, 269:213-220.

Dong Y. H. , Wang L. H. , Xu J. L. , Zhang H. B. , Zhang X. F. , Zhang L. H. 2001. Quenching quorum sensing-dependent bacterial infection by an *N*-acyl homoserine lactonase. *Nature*, 411:813-817.

Dumenyo C. K. , Mukherjee A. , Chun W. , Chatterjee A. K. 1998. Genetic and physiological evidence for the production of *N*-acyl homoserine lactones by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* and other fluorescent plant pathogenic *Pseudomonas* species. *European Journal of Plant Pathology*, 104:569-582.

Eberhard A. , Burlingame A. L. , Kenyon G. L. , Kenyon G. L. , Nealson K. H. , Oppenheimer N. J. 1981. Structural identification of autoinducer of *Photobacterium fischeri* luciferase. *Biochemistry*, 20: 2 444-2 449.

Eberl L. , Winson M. K. , Sternberg C. , Stewart G. S. A. B. , Christiansen G. , Chhabra S. R. , Bycroft B. , Williams P. , Molin S. , Givskov M. 1996. Involvement of *N*-acyl-L-homoserine lactone autoinducers in controlling the multicellular behaviour of *Serratia liquefaciens*. *Molecular Microbiology*, 20:127-136.

Elasri M. , Delorme S. , Lemanceau P. , Stewart G. , Laue B. , Glickmann E. , Oger P. M. , Dessaux Y. 2001. Acyl-homoserine lactone production is more common among plant-associated *Pseudomonas* spp. than among soilborne *Pseudomonas* spp. *Applied and Environmental Microbiology*, 67: 1 198-1 209.

Farrar J. , Hawes M. , Jones D. , Lindow S. E. 2003. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere. *Ecology*, 84:827-837.

Fineran P. C. , Slater H. , Everson L. , Hughes K. , Salmond G. P. 2005. Biosynthesis of tripyrrole and beta-lactam secondary metabolites in *Serratia*: integration of quorum sensing with multiple new regulatory components in the control of prodigiosin and carbapenem antibiotic production. *Molecular Microbiology*, 56:1 495-1 517.

Flavier A. B. , Ganova-Raeva L. M. , Schell M. A. , Denny T. P. 1997. Hierarchical autoinduction in *Ralstonia solanacearum*: control of acyl-homoserine lactone production by a novel autoregulatory system responsive to 3-hydroxypalmitic acid methyl ester. *Journal of Bacteriology*, 179:7 089-7 097.

Flavier A. B. , Schell M. A. , Denny T. P. 1998. An RpoS(sigmaS) homologue regulates acylhomoserine lactone-dependent autoinduction in *Ralstonia solanacearum*. *Molecular Microbiology*, 28:475-486.

Fuqua W. C. , Parsek M. R. , Greenberg E. P. 2001. Regulation of gene expression by cell-to-cell communication: acyl-homoserine lactone quorum sensing. *Annual Review of Genetics*, 35:439-468.

Fuqua W. C. , Winans S. C. , Greenberg E. P. 1994. Quorum sensing in bacteria: the LuxR-LuxI family of cell density-responsive transcriptional regulators. *Journal of Bacteriology*, 176:269-275.

Givskov M. , de Nys R. , Manefield M. , Gram L. , Maximilien R. , Eberl L. , Molin S. , Steinberg P. D. , Kjelleberg S. 1996. Eukaryotic interference with homoserine lactone-mediated prokaryotic signaling. *Journal of Bacteriology*, 178:6 618.

Gonzalez J. E. , Marketon M. M. 2003. Quorum sensing in nitrogen-fixing rhizobia. *Microbiology and Molecular Biology Review*, 67:574-592.

Haas D. , Defago G. 2005. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature Reviews Microbiology*, 3:307-319.

Hartmann A. , Gantner S. , Schuhegger R. , Steidle A. , Dürr C. , Schmid M. , Eberl L. , Dazzo F. B. , Langebartels C. 2004. *N*-acyl homoserine lactones of rhizosphere bacteria trigger systemic resistance in tomato plants// Lugtenberg B. , Tikhonovich I. , Provorov N. *Biology of Molecular Plant-Microbe*

Interactions. Vol 4. St. Paul, Min, USA: MPMI-Press.

Hastings J. W., Greenberg E. P. 1999. Quorum sensing: the explanation of a curious phenomenon reveals a common characteristic of bacteria. *Journal of Bacteriology*, 181: 2 667-2 668.

Hirsch A. M., Bauer W. D., Bird D. M., Cullimore J., Tyler B., Yoder J. I. 2003. Molecular signals and receptors: controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology*, 84: 858-868.

Hogan D. A. 2006. Talking to themselves: autoregulation and quorum sensing in fungi. *Eukaryotic Cell*, 5: 613-619.

Holden I., Swift I., Williams I. 2000. New signal molecules on the quorum-sensing block: response. *Trends in Microbiology*, 8: 103-104.

Ji G., Beavis R., Novick R. P. 1997. Bacterial interference caused by autoinducing peptide variants. *Science*, 276: 2 027-2 030.

Jones S., Yu B., Bainton N. J., Birdsall M., Bycroft B. W., Chhabra S. R., Cox A. J. R., Golby P., Reeves P. J. 1993. The lux autoinducer regulates the production of exoenzyme virulence determinants in *Erwinia carotovora* and *Pseudomonas aeruginosa*. *EMBO Journal*, 12: 2 477-2 482.

Joseph C. M., Phillips D. A. 2003. Metabolites from soil bacteria affect plant water relations. *Plant Physiology and Biochemistry*, 41: 189-192.

Keel C., Schnider U., Maurhofer M., Voisard C., Laville J., Burger U., Wirthner P., Haas D., Defago G. 1992. Suppression of root diseases by *Pseudomonas fluorescens* CHA0: importance of the bacterial secondary metabolite 2,4-diacetylphloroglucinol. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 5: 4-13.

Keller L., Surette M. G. 2006. Communication in bacteria: an ecological and evolutionary perspective. *Nature Reviews Microbiology*, 4: 249-258.

Khoklov A. S., Tovarova I. I., Borisova L. N., Pliner S. A., Shevchenko L. A., Kornitskaya, E. 1967. A-factor assuring the biosynthesis of streptomycin by a mutant strain of *Actinomyces streptomycini*. *Dokladi NaBolgarskata Akademiya Na Naukite*, 1 777: 232-235.

Kim J., Kim J. G., Kang Y., Jang J. Y., Jog G. J., Lim J. Y., Kim S., Suga H., Nagamatsu T., Hwang I. 2004. Quorum sensing and the LysR-type transcriptional activator ToxR regulate toxoflavin biosynthesis and transport in *Burkholderia glumae*. *Molecular Microbiology*, 54: 921-934.

Klecrebezem M., Quadri-Luis EN., Kuipers O. P., deVos W. M. 1997. Quorum sensing by peptide pheromones and two-component signal-transduction systems in gram-positive bacteria. *Molecular Microbiology*, 24: 895-904.

Kruppa M., Krom B. P., Chauhan N., Bambach A. V., Cihlar R. L., Calderone R. A. 2004. The two-component signal transduction protein Chk1p regulates quorum sensing in Candida albicans. *Eukaryotic cell*, 3: 1 062-1 065.

Kügler S., sebghbat T. C., Eissenberg L. G., Goldman W. E. 2000. Phenotypic variation and intracellular parasitism by *Histoplasma capsulatum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 97: 8 794-8 798.

Lin Y. H., Xu J. L., Hu J., Wang L. H., Ong S. L., Leadbetter J. R., Zhang L. H. 2003. Acyl-homoserine lactone acylase from *Ralstonia* strain XJ12B represents a novel and potent class of quorum-quenching enzymes. *Molecular Microbiology*, 47: 849-860.

Lithgow J. K., Wilkinson A., Hardman A., Rodelas B., Wisniewski-Dye F., Williams P., Downie J.

A. 2000. The regulatory locus cin RI in *Rhizobium leguminosarum* controls a network of quorum-sensing loci. *Molecular Microbiology*,37:81-97.

Lowery C. A. ,Dickerson T. J. ,Janda K. D. 2008. Interspecies and interkingdom communication mediated by bacterial quorum sensing. *Chemical Society Review*,37:1 337-1 346.

Macko V. ,Staples R. C. ,Gershon H. ,Renwick J. A. 1970. Self-inhibitor of bean rust uredospores: methyl 3,4-dimethoxycinnamat. *Science*,170:539-540.

Mae A. ,Montesano M. ,Koiv V. ,Palva E. T. 2001. Transgenic plants producing the bacterial pheromone *N*-acyl-homoserine lactone exhibit enhanced resistance to the bacterial phytopathogen *Erwinia carotovora*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*,14:1 035-1 042.

Marketon M. M. ,Gronquist M. R. ,Eberhard A. ,Gonzalez J. E. 2002. Characterization of the *Sinorhizobium meliloti sinR/sinI* Locus and the Production of Novel *N*-Acy l Homoserine Lactones. *Journal of Bacteriology*,184:5 686-5 695.

Mathesius U. ,Mulders S. ,Gao M. ,Schlaman H. R. M. ,Spaink H. P. ,Rolfe B. G. ,McCully M. E. , Djordjevic M. A. 2003. Extensive and specific responses of a eukaryote to bacterial quorum sensing signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*,100:1 444-1 449.

McClean K. H. ,Winson M. K. ,Fish A. ,Taylor A. ,Chhabra S. R. ,Cámara M. ,Daykin M. ,Swift S. , Lamb J. ,Bycroft B. W. ,Stewart G. S. A. B. ,Williams P. 1997. Quorum sensing in *Chromobacterium violaceum*: exploitation of violacein production and inhibition for the detection of *N*-acylhomoserine lactones. *Microbiology*,143:3 703-3 711.

McDowell P. ,Affas Z. ,Reynolds C. ,Holden M. T. G. ,Wood S. J. ,Saint S. ,Cockayne A. ,Hill P. J. , Dodd C. E. R. ,Bycroft B. W. ,Chan W. C. ,Williams P. 2001. Structure,activity and evolution of the group I thiolactone peptide quorum-sensing system of *Staphylococcus aureus*. *Molecular Microbiology*, 41:503-512.

McGowan S. J. ,Sebaihia M. ,Jones S. ,Yu B. ,Bainton N. ,Chan P. F. ,Bycroft B. ,Stewart G. S. , Williams P. ,Salmond G. P. 1995. Carbapenem antibiotic production in *Erwinia carotovora* is regulated by CarR,a homologue of the LuxR transcriptional activator. *Microbiology*,141:541-550.

McGowan S. J. ,Barnard A. M. ,Bosgelmez G. ,Sebaihia M. ,Simpson N. J. ,Thomson N. R. ,Todd D. E. ,Welch M. ,Whitehead N. A. ,Salmond G. P. 2005. Carbapenem antibiotic biosynthesis in *Erwinia carotovora* is regulated by physiological and genetic factors modulating the quorum sensingdependent control pathway. *Molecular Microbiology*,55:526-545.

McVittie A. ,Messik F. ,Zahler S. A. 1962. Developmental biology of *Myxococcus*. *Journal of Bacteriology*,84:546-551.

Miller M. B. ,Bassler B. L. 2001. Quorum sensing in bacteria. *Annual Review of Microbiology*,55:165-199.

Myrold D. D. 1999. Transformations of nitrogen// Sylvia D. M. ,Fuhrmann J. J. ,Hartel P. G. ,Zuberer D. A. *Principles and Applications of Soil Microbiology*. Upper Saddle River, NJ, USA: Prentice Hall Inc.

Nealson K. H. ,Platt T. ,Hastings W. 1970. Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial biolumionescent system. *Journal of Bacteriology*,104:313-322.

Newton J. A. ,Fray R. G. 2004. Integration of environmental and host-derived signals with quorum sensing during plant-microbe interactions. *Cellular Microbiology*,6:213.

Okada M. ,Sato I. ,Cho S. J. ,Iwata H. ,Nishio T. ,Dubnau D. ,Sakagami Y. 2005. Structure of the *Bacillus subtilis* quorum-sensing peptide pheromone ComX. *Nature Chemical Biology*,1:23-24.

Ortori C. A. ,Atkinson S. ,Chhabra S. R. ,Cámara M,Williams P. ,Barrett D. A. 2007. Comprehensive profiling of *N*-acylhomoserine lactones produced by *Yersinia pseudotuberculosis* using liquid chromatography coupled to hybrid quadrupole-linear ion trap mass spectrometry. *Analytical Bioanalytical Chemistry*,387:497-511.

Ovadis M. ,Liu X. ,Gavriel S. ,Ismailov Z. ,Chet I. ,Chernin L. 2004. The global regulator genes from biocontrol strain *Serratia plymuthica* IC1270:cloning,sequencing,and functional studies. *Journal of Bacteriology*,186:4 986-4 993.

Parsek M. R. ,Greenberg E. P. 2000. Acyl-homoserine lactone quorum sensing in gram-negative bacteria:a signaling mechanism involved in associations with higher organisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,97:8 789-8 793.

Passador L. ,Cook J. M. ,Gambello M. J. ,Rust L. ,Iglewski B. H. 1993. Expression of *Pseudomonas aeruginosa* virulence genes requires cell-to-cell communication. *Science*,260:1 127-1 130.

Paul E. A. ,Clark F. E. 1996. *Soil Microbiology and Biochemistry*. 2nd ed. San Diego,CA,USA:Academic Press.

Phillips D. A. ,Ferris H. ,Cook D. R. ,Strong D. R. 2003. Molecular control points in rhizosphere food webs. *Ecology*,84:816-826.

Pierson L. S. ,Keppenne V. D. ,Wood D. W. 1994. Phenazine antibiotic biosynthesis in *Pseudomonas aureofaciens* 30-84 is regulated by PhzR in response to cell density. *Journal of Bacteriology*,176:3 966-3 674.

Pinton R. ,Varanini Z. ,Nannipieri P. 2001. *The rhizosphere:biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*. New York,NY,USA:Marcel Dekker,Inc.

Pirhonen M. ,Flego D. ,Heikinheimo R. ,Palva E. T. 1993. A small diffusible signal molecule is responsible for the global control of virulence and exoenzyme production in the plant pathogen *Erwinia carotovora*. *EMBO Journal*,12:2 467-2 476.

Quadri L. E. 2002. Regulation of antimicrobial peptide production by autoinducer-mediated quorum sensing in lactic acid bacteria. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*,82:133-145.

Quinones B. ,Pujol C. J. ,Lindow S. E. 2004. Regulation of AHL production and its contribution to epiphytic fitness in *Pseudomonas syringae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*,17:521-531.

Ramage G. ,Savllle S. P. ,Wickes B. L. ,Lopez-Ribot J. L. 2002. Inhibition of *Candida albicans* biofilm formation by farnesol,a quorum-sensing molecule. *Applied and Environmental Microbiology*,68:5 459-5 463.

Rasch M. ,Andersen J B. ,Nielsen K F. ,Flodgaard L. R. ,Christensen H. ,Givskov M. ,Gram L. 2005. Involvement of bacterial quorum-sensing signals in spoilage of bean sprouts. *Applied and Environmental Microbiology*,71:3 321-3 330.

Reading N. C. ,Sperandio V. 2006. Quorum sensing:the many languages of bacteria. *FEMS Microbiology Letters*,254:1-11.

Rodelas B. ,Lithgow J. K. ,Wisniewski-Dye F. ,Hardman A. ,Wilkinson A. ,Economou A. ,Williams P. ,Downie J. A. 1999. Analysis of quorum-sensing-dependent control of rhizosphere-expressed (*rhi*)

genes in *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae*. *Journal of Bacteriology*,181:3 816-3 823.

Ruby E. G. 1996. Lessons from a cooperative, bacterial-animalas-sociation: the *Vibrio fischeri-Euprymna* scolopes light organ symbiosis. *Annual Review of Microbiology*,50:591-624.

Salmond G. P. , Bycroft B. W. , Stewart G. S. , Williams P. 1995. The bacterial ' enigma ' : cracking the code of cell-cell communication. *Molecular Microbiology*,16:615-624.

Sato T. , Watanabe T. , Mikami T. , Matsumoto T. 2004. Farnesol, a morphogenetic autoregulatory substance in the dimorphic fungus *Candida albicans*, inhibits hyphae growth through suppression of a mitogen-activated protein kinase cascade. *Biological Pharmaceutical Bulletin*,27:751-752.

Schimel J. P. , Bennett J. 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 85:591-602.

Schaefer A. L. , Greenberg E. P. , Oliver C. M. , Oda Y. , Huang J. J. , Bittan-Banin G. , Peres C. M. , Schmidt S. , Juhaszova K. , Sufrin J. R. , Harwood C. S. 2008. A new class of homoserine lactone quorum-sensing signals. *Nature*,454:595-560.

Shaw P. D. , Ping G. , Daly S. L. , Cha C. , Cronan Jr. J. E. , Rinehart K. L. , Farrand S. K. 1997. Detecting and characterizing *N*-acyl-homoserine lactone signal molecules by thin-layer chromatography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*,94:6 036-6 041.

Shaw L. J. , Morris P. , Hooker J. E. 2006. Perception and modification of plant flavonoid signals by rhizosphere microorganisms. *Environmental Microbiology*,8:1 867-1 880.

Shiner E. K. , Rumbaugh K. P. , Williams S. C. 2005. Interkingdom signaling: deciphering the language of acyl homoserine lactones. *FEMS Microbiology Reviews*,29:935-947.

Shrout J. D. , Chopp D. L. , Just C. L. , Hentzer M. , Givskov M. , Parsek M. R. 2006. The impact of quorum sensing and swarming motility on *Pseudomonas aeruginosa* biofilm formation is nutritionally conditional. *Molecular Microbiology*,62:1 264-1 277.

Slater H. , Crow M. , Everson L. , Salmond G. P. 2003. Phosphate availability regulates biosynthesis of two antibiotics. , prodigiosin and carbapenem. , in *Serratia* via both quorum-sensing-dependent and -independent pathways. *Molecular Microbiology*,47:303-320.

Somers E. , Vanderleyden J. , Srinivasan M. 2004. Rhizosphere bacterial signaling: a love parade beneath our feet. *Critical Reviews in microbiology*,30:205-235.

Swift S. , Lynch M. J. , Fish L. , Kirke D. F. , Tomas J. M. , Stewart G. , Williams P. 1999. Quorum sensing-dependent regulation and blockade of exoprotease production in *Aeromonas hydrophila*. *Infection and Immunity*,67:5 192-5 199.

Swift S. , Winson M. K. , Chan P. F. , Bainton N. J. , Birdsall M. , Reeves P. J. , Rees C. E. , Chhabra S. R. , Hill P. J. , Throup J. P. 1993. A novel strategy for the isolation of luxI homologues: evidence for the widespread distribution of a LuxR: LuxI superfamily in enteric bacteria. *Molecular Microbiology*, 10:511-520.

Teplitski M. , Chen H. , Rajamani S. , Gao M. , Merighi M. , Sayre R. T. , Robinson J. B. , Rolfe B. G. , Bauer W. D. 2004. *Chlamydomonas reinhardtii* secretes compounds that mimic bacterial signals and interfere with quorum sensing regulation in bacteria. *Plant Physiology*,134:137-146.

Teplitski M, Robinson J. B. , Bauer W. D. 2000. Plants secrete substances that mimic bacterial *N*-acyl homoserine lactone signal activities and affect population density-dependent behaviors in associated bacteria. *Molecular Plant-Microbe Interactions*,13:637-648.

Thiel V. , Vilchez R. , Sztajer H. , Wagner-Döbler I. , Schulz S. 2009. Identification, Quantification, and Determination of the Absolute Configuration of the Bacterial Quorum-Sensing Signal Autoinducer-2 by Gas Chromatography-Mass Spectrometry. *ChemBioChem*, 10:479-485.

Thomson N. R. , Crow M. A. , McGowan S. J. , Cox A. , Salmond G. P. 2000. Biosynthesis of carbapenem antibiotic and prodigiosin pigment in *Serratia* is under quorum sensing control. *Molecular Microbiology*, 36:539-556.

Van der Meer J. R. , Polman J. , Beerthuyzen M. M. , Siezen R. J. , Kuipers O. P. , de Vos W. M. 1993. Characterisation of the *Lactococcus lactis* nisin—A operon genes *nisP*, encoding a subtilisin-like serine protease involved in precursor processing, and *nisR*, encoding a regulatory protein involved in nisin biosynthesis. *Journal of Bacteriology*, 174:2 053-2 058.

Vitousek P. M. , Howarth R. W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur. *Biogeochemistry*, 13:87-115.

Watt M. , Kirkegaard J. A. , Passioura J. B. 2006. Rhizosphere biology and crop productivity—a review. *Australian Journal of Soil Research*, 44:299-317.

Wilkinson A. , Danino V. , Wisniewski-Dye F. , Lithgow J. K. , Downie J. A. 2002. *N*-Acyl-homoserine lactone inhibition of rhizobial growth is mediated by two quorum-sensing genes that regulate plasmid transfer. *Journal of bacteriology*, 184:4 510-4 519.

Whitehead N. A. , Barnard A. M. , Slater H. , Simpson N. J. , Salmond G. P. 2001. Quorum sensing in gram-negative bacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 25:365-404.

Williams P. , Winzer K. , Chan W. C. , Camara M. 2007. Look who's talking: communication and quorumsensing in the bacterial world. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Science*, 362:1 119-1 134.

Winson M. K. , Swift S. , Fish L. , Throup J. P. , Jorgensen F. , Chhabra S. R. , Bycroft B. W. , Williams P. , Stewart G. 1998. Construction and analysis of luxCDABE-based plasmid sensors for investigating *N*-acyl homoserine lactone-mediated quorum sensing. *FEMS Microbiology Letters*, 163:185-192.

Winzer K. , Hardie K. R. , Williams P. 2002. Bacterial cell-to-cell communication: sorry can't talk now—out to lunch! *Current Opinion in Microbiology*, 5:216-222.

Wood D. W. , Gong F. , Daykin M. M. , Williams P. , Pierson L. S. 1997. *N*-Acyl-homoserine lactone mediated regulation of phenazine gene expression by *Pseudomonas aureofaciens* 30-84 in the wheat rhizosphere. *Journal of Bacteriology*, 179:7 663-7 670.

Worm J. , Jensen L. E. , Hansen T. S. , Sondergaard M. , Nybroe O. 2000. Interactions between proteolytic and non-proteolytic *Pseudomonas fluorescens* affect protein degradation in a model community. *FEMS Microbiology Ecology*, 32:103-109.

Yim G. , Wang H. H. , Davies J. 2006. The truth about antibiotics. *International Journal of Medical Microbiology*, 296:163-170.

Yim G. , Wang H. H. , Davies J. 2007. Antibiotics as signaling molecules. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Science*, 362:1 195-1 200.

Zhang L. , Murphy P. J. , Kerr A. , Tate M. E. 1993. Agrobacterium conjugation and gene regulation by *N*-acyl- L-homoserine lactones. *Nature*, 362:446-448.

Zhang L. H. , Dong Y. H. 2004. Quorum sensing and signal interference: diverse implications. *Molecular Microbiology*, 53:1 563-1 571.

Zhang Z. , Pierson L. S. 2001. A second quorum-sensing system regulates cell surface properties but not phenazine antibiotic production in *Pseudomonas aureofaciens*. *Applied and Environmental Microbiology*, 67:4 305-4 315.

Zhu J. , Chai Y. , Zhong Z. , Li S. , Winans S. C. 2003. Agrobacterium bioassay strain for ultrasensitive detection of *N*-acyl homoserine lactone type quorum-sensing molecules: detection of autoinducers in *Mesorhizobium huakuii*. *Applied and Environmental Microbiology*, 69:6 949-6 953.



森林生态系统化学生态学

杨立学[1] 张真[2]

摘 要

森林化学生态学涉及森林中各个生物类群，包括植物与植物、植物与动物、植物与微生物相互之间的化学关系。林木化感作用在森林的天然更新和人工林营造中起重要作用，是树种引进和外来树种入侵的重要影响因子之一。森林生态进程中微生物化感作用参与植被动态变化，森林土壤中化感微生物分泌的化感物质不少于源自植物的化感物质。森林植物的挥发物是昆虫寻找寄主的信息化学物质，植食性昆虫诱导树木抵御化学物质，森林植物－昆虫－天敌之间具有复杂多样的化学联系。树木的地理变异影响着植物与昆虫之间的化学联系及昆虫的生长、取食和化学防御。信息化学物质如性信息素、聚集激素和利他素在森林昆虫分布区和发生范围的检测、发生期监测、暴发监测和发生量的监测几个方面都得到了广泛的应用。利用信息化学物质进行大量诱捕、迷向、驱避及引诱剂与驱避剂结合起来的推拉防治等方法和技术在森林害虫的无公害防治中起到重要作用，森林生态系统化学生态学研究在森林保护中的应用具有广阔的前景。

---

① 东北林业大学林学院，哈尔滨 150040，E-mail：ylx_0813@163.com
② 中国林业科学研究院，北京 100091，E-mail：zhangzhen@caf.ac.cn

前言

森林生态系统是陆地上面积最大的生态系统，占地球面积的9.5%、陆地面积的32.6%。森林生态系统不仅面积大，而且结构复杂、物种繁多，是陆地生态系统中最丰富的生物资源和基因资源库。据统计，全世界木本植物有2万多种，动物约有150万种，绝大多数生长和栖息在森林之中。森林生态系统也是陆地生态系统中生产力最高、生物总量最大的生态系统。森林每年固定的总能量为1.3×10^{18} kJ，占陆地生态系统每年固定总能量的63%，约占地球总能量的1/3。森林生态系统还是陆地生态系统中极为重要的再生能源生态系统，它可以不断地吸收太阳能，并转化为生物化学能储存起来。同时，森林生态系统是陆地生态系统中比较稳定的、具有较大改善自然环境功能的生态系统，对人类生产、生活有着极其重大的影响。

结构复杂、物种繁多和功能强大的森林生态系统蕴藏着多种多样的化学关系，森林生态系统的化学生态学是化学生态学研究的一个重要组成部分。森林植物化感作用在森林的天然更新和人工林营造中起重要作用，是树种引进和外来树种入侵的重要影响因子，也是某些植物种类能够控制植物竞争并成为优势种的机理之一。许多森林微生物也具有化感特性，其分泌的化感物质不少于源于植物的化感物质。森林植物的挥发物是昆虫寻找寄主的信息化学物质，昆虫趋向寄主挥发物而对非寄主植物的挥发物却能够避开，昆虫能够通过寄主挥发物组成的变化和差别识别最适宜的寄主。森林植物的化学防御在其抵抗各种生物侵害的过程中起重要的作用，植食性昆虫诱导树木抵御化学物质的过程和机制在不断地被揭示。森林植物－昆虫－天敌之间经过长时间的相互适应和协同进化，具有复杂多样的化学联系。树木的地理变异影响着植物与昆虫之间的化学联系及昆虫的生长、取食和化学防御。信息化学物质如性信息素、聚集激素和利他素在森林昆虫分布区和发生范围的检测、发生期监测、暴发监测和发生量的监测几个方面都得到了广泛的应用。利用信息化学物质进行大量诱捕、迷向、驱避及引诱剂与驱避剂结合起来的推拉防治等方法和技术在森林害虫的无公害防治中起到重要作用。森林生态系统化学生态学研究在森林保护中的应用具有广阔的前景。因此，森林生态系统的化学作用关系的阐明不仅对揭示森林植物与其他有机体之间的化学作用关系和阐明生物共同进化原理具有重要的理论价值，而且为符合持续发展策略的森林保护提供了新的机会。

一、森林植物的化感作用

森林植物在长期的进化过程中形成了复杂的相互关系，一些植物通过释放化学物质到环境中而直接或间接地干扰其他植物的生长发育，即化感作用。森林植物化感作用研究有着悠久的历史，植物化感作用最经典的研究范例就是胡桃树的化感作用。1975年化学生态学杂志（Journal of Chemical Ecology）创刊之际，Lodhi

就发表文章指出稀树草原上糖朴(*Celtis laevigata*)树下裸露空地的形成不是源于糖朴与草本植物竞争营养、光和水资源的结果,或者是土壤质地和 pH 存在差异,而是糖朴树叶释放的阿魏酸、咖啡酸、对肉桂酸、异东莨菪醇和莨菪亭等物质抑制了树下草本植物的生长(Lodhi,1975)。其后,森林植物化感作用研究进入了快车道(Allika,2000)。

1. 森林植物种内的化感作用

森林植物种内的化感作用主要表现为自毒作用。在我国由于人工林的发展,林木自毒作用进行系统研究较早。早在 20 世纪 60 年代,张宪武等就提出了杉木(*Cunninghamia lanceolata*)自毒作用,并认为杉木人工林地土壤微生物分泌的毒性物质是连栽杉木生产力低下的重要原因之一(张龙贵,1995)。杉木人工林地土壤浸提液能够显著抑制杉木幼苗生长、土壤呼吸活性和土壤净氮矿化速率(杜玲等,2003; Zhang,1997)。杉木纯林中的土壤、枯枝落叶、半分解枯落叶和杉木鲜叶、枝条、树皮、树根的水提物在高浓度时抑制杉木种子的萌发(林思祖等,1999),杉木根系分泌物能够明显地抑制杉木幼苗的生长(马祥庆等,2000)。杉木干、皮、枝、叶、根桩中含有多种酚酸类物质,如对羟基苯甲酸、阿魏酸、肉桂酸等,这些物质都能够抑制杉木种子发芽和幼苗生长(黄志群等,2000;Huang *et al.*,2000;Huang *et al.*,2002)。香草酸等酚类物质能够明显地抑制杉木幼苗的生长和叶绿素含量,降低土壤中有机质以及有效氮和有效钾的含量(马越强等,1998;陈龙池等,2002a;陈龙池等,2002b),影响杉木幼苗对土壤养分的吸收(陈龙池等,2003)。这样,酚酸类物质一直被认为是引起杉木自毒作用的化感物质之一。但最近的研究表明,连栽杉木林土壤中的毒性化感物质是一种新奇环二肽 6 – hydroxy – 1,3 – dimethyl – 8 – nonadecyl – [1,4] – diazocane – 2,5 – diketone,而不是简单的酚酸类物质(Kong *et al.*,2008)。

国外对森林植物自毒作用的研究主要集中在针叶树天然更新方面。例如,在亚高山带的越橘(*Vaccinium myrtillus*) – 云杉(*Picea abies*)林中,越橘和云杉中的酚类物质抑制云杉幼苗的生长,使得云杉的更新失败(Gallet, 1994; Gallet and Pellissier,1997)。地中海白松(*Pinus halepensis*)的自毒作用也影响其天然更新,自毒作用造成地中海白松种子萌发率降低和幼苗生长量下降,而且幼树对种子萌发的毒性抑制作用强于成树,但是,成熟松树对幼苗生长的抑制作用最强。消毒土壤和未消毒土壤的种子萌发和幼苗生长试验显示出微生物的作用不明显(Fernandez *et al.*,2008)。

2. 森林植物种间的化感作用

森林天然更新的成功与否往往考虑幼树所处的光照、水分和养分等条件,而对生化因子的作用估计不足。事实上,植物种间的化感作用是影响森林天然更新的一个重要因子,一些树种更新的成败与化感作用有关(翟明普和贾黎明,1993)。

化感作用影响森林天然更新的研究大多集中在针叶林,石南(*Kalmia angustifolia*)的落叶和土壤浸提液强烈抑制黑云杉(*Picea mariana*)初生根的生长,造成黑

云杉的根没有根冠和根毛(Mallik,1987)。北美云杉林下常伴生有蹄盖蕨(*Athyrium filexfemina*)和黑果越橘(*Vaccinium myrtillus*),这两种灌木在云杉林下生长良好,但云杉林在伴生有这两种灌木后则很难天然更新。研究发现,这两种灌木的自然降水淋溶物延迟云杉种子的萌发,并抑制其幼苗的生长(孔垂华和胡飞,2001)。云杉具有自毒作用,云杉的自毒作用加上两种灌木的化感抑制作用避免了云杉和其过多幼苗的营养竞争,导致其林下灌木生长良好,使同一地区形成云杉单一物种群落的可能性降低,维持了一个区域的生物多样性,对整个森林生物群落都是有益的。在北美和北欧森林中,当杜鹃科植物为林下优势植物种时,一些针叶树如云杉(*Picea abies*)和黑云杉(*Picea mariana*)经常天然更新失败,特别是黑云杉比云杉更易受林下杜鹃科植物黑果越橘化感物质的影响。云杉在未播种的样地以及除去黑果越橘的样地的萌发率分别只有 2% 和 3%,而黑云杉在以上处理中根本不萌发。在除去腐殖质的未播种样地上,亚高山带云杉的萌发率为 27%,黑云杉只有 15%。用黑果越橘鲜叶处理的黑云杉的一级根的干重减少最多(77%),黑果越橘可能抑制云杉和黑云杉的生长(Mallik and Pellissier,2000)。

在天然林群落中,化感作用也是某些植物种类能够控制植物竞争并成为优势种的机理之一。早在 30 多年前 Lodhi 就指出,西黄松(*Pinus ponderosa*)在其群落中占树木和灌木 98% 的原因在于其群落中的硝化作用和硝化细菌受到化感抑制(Lodhi,1975)。栗子(*Castanea dentata*)是美国东部落叶林最普遍的上层林冠树种,栗子的这种优势经常被归因于抗火性强、萌蘖能力强以及生长迅速,而很少研究它的化感作用。采用 5 种与栗子同生的乡土树种红花槭(*Acer rubrum*)、糖枫(*A. saccharum*)、美国五针松(*Pinus strobus*)、芹叶钩(*Tsuga canadensis*)、北美鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera*))和一种乡土灌木夹竹桃(*Rhododendron maximum*)以及莴苣检验了栗子叶子的化感特性。结果显示,栗子叶子浸出液能够抑制竞争灌木和树木种子的萌发和幼苗生长(Vandermast *et al.*,2002)。在澳大利亚南部的干旱区,木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)林内的禾本植物少于与之相邻的开阔区。木麻黄林内的有机碳和有机氮比林外的高,土壤类型对植物的萌发没有显著影响,但是木麻黄枯枝落叶显著抑制了林下植物的萌发,暗示了强烈的化感作用(Barritt and Facelli,2001)。木麻黄也是我国华南沿海重要的防护林树种,易衰退。从化感作用角度探讨其衰退原因,结果表明,木麻黄小枝提取物显著地抑制其幼苗的生长,尤其是抑制根生长(邓兰桂等,1996)。

化感作用同样在人工林更新方面发挥着巨大的作用。欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)种子在暴露的矿石土壤中萌发率最高,在加入欧洲蕨(*Pteridium aquilinum*)枯枝落叶和腐殖质土壤中的最低,这意味着欧洲蕨枯枝落叶和腐殖质土壤对欧洲赤松种子萌发的反作用源于它的毒性(Dolling,1996)。欧洲蕨造成欧洲赤松幼苗死亡率高,然而挪威云杉(*Picea abies*)相对没有受到影响。当欧洲赤松、挪威云杉种植在相邻的、没有欧洲蕨的欧洲赤松－越橘林分中,幼苗的死亡率都较低。在栽植于具有欧洲蕨的挪威云杉幼苗下添加活性炭来吸附有毒化合物,添加活性炭对于

幼苗死亡率和生长速率没有影响，标志着幼苗对于欧洲蕨释放的化感物质不敏感。既然大量的挪威云杉幼苗相对不受欧洲蕨干扰，在欧洲蕨入侵的皆伐迹地上，采用挪威云杉容器幼苗进行人工造林能够达到满意的更新效果（Dolling，1996）。

地被植物对人工林更新也具有重要的影响，紫苑（*Aster macrophyllus*）、忍冬（*Lonicera tatariea*）、山茄（*Solanum dulcamara*）、一枝黄花（*Solidago gigantea*）、野黑樱桃（*Prunus serotina*）、悬钩子（*Rubus idaeus* var. *strigosus*）的水提液对多脂树（*Pinus resinosa*）种子萌发影响不显著，但是使根伸长减少了48%。在7周的实验中，所有的水提液抑制苗高，二级针叶生长和干重增加。忍冬和一枝黄花水提液处理的松树针叶磷浓度显著低于对照，通过pH和渗透势的调节不能减少生长抑制作用（Nobry and Kozlowsk，1980）。蕨类植物对森林树木同样具有化感作用。欧洲蕨（*Pteridum aquikinum*）体内含有多种次生物质，通过挥发和淋溶途径，对欧洲山杨（*Populus tremula*）和欧洲赤松（*Pinus sylvestris*）的种子萌发和幼苗生长具有化感抑制作用（Dolling *et al.*，1994）。

人工林树种单一，导致森林病虫害蔓延、林地地力衰退和林木生长不良，而混交林在林分稳定性、抗御病虫害以及发挥森林多种效益等方面表现出明显的优势（黄枢和沈国舫，1993）。因此人工混交林近年已成为人工林的重要发展方向，但营造混交林则存在相当的盲目性，往往忽略人工混交林中普遍存在着种间的化感作用。在中国东北三大硬阔之一的胡桃楸（*Juglans mandshurica*）与落叶松（*Larix gmelini*）混交林中，落叶松器官凋落物和根分泌物均能促进胡桃楸种子的萌发和幼苗的生长（化感促进作用）（杨立学，2006a；杨立学，2006b；Yang，2005）。较高浓度落叶松根系分泌物萃取物提高了胡桃楸幼苗叶片总叶绿素、叶绿素a和叶绿素b含量。可溶性糖含量大幅度提高（Yang *et al.*，2007）。中国南方重要的商品林树种杉木的伴生树种毛竹（*Phyllostachys pubescens*）和苦槠（*Castanopsis sclerophylla*）的水提物对杉木种子的发芽有一定的促进作用（黄志群等，1999）。采用木荷（*Schima superba*）、丝栗栲（*Castanobsis rargesn*）和马尾松（*Pinus massoniana*）枝叶不同浓度的水提物处理杉木6年后，各器官的生物量有不同程度的提高（曹光球等，2002）。非夹带剂萃取的马尾松根生化物质对杉木种子的绝对发芽势、鲜物质重等起抑制作用，而对绝对发芽率、胚轴长、胚根长及干物质重具有不同程度的促进作用；夹带剂萃取的马尾松根生化物质对杉木种子的绝对发芽势起抑制作用，而对绝对发芽率、胚轴长、胚根长、鲜重及干重具有不同程度的促进作用（王爱萍等，2003）。

广东省从1970年起营造松与栲混交林，取得了很好的混交效益。陈红跃应用^{32}P分别对马尾松和黎蒴栲（*Castatopsis fissa*）混交林及马尾松纯林树种根系的吸收能力进行研究，结果表明马尾松枝、根等试验液和黎蒴栲根等试验液均对对方叶子中^{32}P有提高作用。因此，在马尾松林下栽种刺栲幼苗，二者均生长良好，可能在一定程度上得益于马尾松、刺栲各种分泌物和淋溶物等的作用（陈红跃和徐英宝，1995）。反之，如果搭配树种选择不当，会造成混交林营造的失败。

3. 树种引种的化感作用

为木材生产和绿化的需要,在温带和热带地区引进树种已经非常普遍,却忽视了这些引进种的生态后果。引种植物可能通过竞争、改变生态系统进程或者其他途径影响其他物种,树种引种往往伴随着强烈的化感作用。

在20世纪早期,佛罗里达南部引进的白千层(*Melaleuca quinquenervia*)为澳大利亚的乡土树种。现在此树种已经自然化,并且蔓延到辽阔的湿地,化感特性是其蔓延的因子之一(DiStefano and Fisher,1983)。在地中海北部地区由于经济和社会的变化导致田园风光的消失,草场在农业废弃地上发展起来。这些先前的土地广泛分布着地中海松(*Pinus halepensis*),地中海松能够通过释放叶子和根系的潜在的化感物质到环境中去,影响次生演替(Fernandez *et al.*,2006)。入侵种牛鞭草(*Hemathria sibirica*)和橄榄树作为先锋树种生长于林缘等地点,广泛分布,持久稳固地遍布北美。采用牛鞭草和橄榄树土壤、枯枝落叶、鲜叶、切碎叶的水提物作用于乡土树种银枫(*Lolium arundinaceam*)、棉白杨(*Populus deltoides*)、无花果(*Platanus occidentalis*),牛鞭草降低了以上测试树种的发芽率,橄榄树的碎叶缩短了幼苗出现的天数(Orr *et al.*,2005)。刺槐(*Robinia pseudoacacia*)是入侵日本中部草地的非乡土树种,其叶水浸液显著抑制了生测植物白三叶草、莴苣、大白菜的胚根、胚轴生长(Nasir *et al.*,2005)。

为维持生物多样性,减少入侵树种对乡土群落的影响,可以选择一些受入侵树种影响较小的乡土树种与之混交搭配。蒙特雷松(*Pinus radiata*)是源于加利福尼亚的入侵智利的松树,在Coastal Maulino Forest已经占据76%的面积。野外实验证明蒙特雷松对于智利厚壳桂(*Cryptocarya alba*)种子萌发和幼苗建成鲜有影响,室内实验证明蒙特雷松林下土壤水提物对智利厚壳桂种子萌发有一定影响,但是对幼苗生长没有影响。适合蒙特雷松生长的生境,智利厚壳桂能够再生(Guerrero and Bustamante,2007)。

4. 森林植物与微生物的化学关系

植物与微生物之间通过化学物质为媒介的化学关系普遍存在。在森林生态系统中,土壤微生物是生态系统的重要成员。它参与森林生态系统的物质和能量循环,是土壤中最活跃的部分。通过对根际有益微生物群落的认识和管理,可以为农林生产提供一条新的可持续发展道路(Chou,1999)。

大多数情况下,植物化感物质进入土壤,在土壤载体和土壤微生物的作用下,才能和受体植物接触而发生作用。因此,化感作用如何与土壤微生物载体和土壤微生物作用并保持受体植物有足够效应的浓度而接近目标,这里面蕴藏着重要的问题(孔垂华和胡飞,2001)。微生物也是化感物质的重要来源,虽然从土壤微生物中还未鉴别出与植物一样同等数量的化感物质,但是它们的数量不会少于源于植物的化感物质(Arshad and Frankenberger,1998)。微生物产生的化感物质主要包括溶解剂和酶(Glick *et al.*,1998)、抗生素(Bender *et al.*,1999)、铁蛋白(Marschener and Crowley,1997)和植物生长素(Glickman *et al.*,1998)等物质,这些化感

物质往往通过根际微生物的影响而影响林木的生长。

在森林生态系统中，许多树种和微生物都具有化感特性，森林生态进程中化感作用参与植被动态变化，并且是幼苗存活的原因之一。森林土壤微生物是化感物质的调节者，它们通过次生代谢变化的方式降低化感物质的活性，能够利用不活泼的分子作为酶底物，产生具有生物活性的化合物。理论上，菌根真菌能保护幼苗免受化感作用的影响（Pellissier and Souto，1999；Sturz and Christie，2003）。在研究法国挪威云杉（*Picea abies*）天然更新失败的问题时发现，腐殖质中的酚酸是造成亚高山带挪威云杉天然更新失败的一个重要原因。腐殖质微生物利用酚酸作为碳源，腐殖质样品中添加酚化合物也影响土壤微生物的种群，细菌受到抑制（Marschener and Crowley，1997；Souto *et al.*，2000）。在加拿大东部石南（*Kalmia angustifolia*）统治的地点，化感作用是黑云杉（*Picea mariana*）更新失败的一个因子。石南分泌的几种酚酸物质抑制云杉初生根的生长。一些外生菌根真菌如 *Paxillusi nvolutus* 和 *Laccaria bicolor* 能够降解石南分泌的酚酸（Zeng and Mallik，2006）。土壤微生物所起的作用，比预想所起的作用要重要得多。

二、森林植物与昆虫的化学关系

森林植物与昆虫化学关系研究具有重要意义，下面主要以天牛和小蠹虫为例说明森林植物与昆虫化学生态学研究的重要性。

世界范围内，天牛大约有 35 000 种。先前对天牛的分类方法、种群分布、幼虫的寄主范围研究得很多，但对其化学生态学了解得很少。近年来，对天牛化学生态学研究的急剧升温，源于以下几个原因：

（1）通常认为天牛在衰弱的树干、树枝、分解的林木材料中孵化。幼虫食叶，取食能够杀死树木。成虫以花、树皮、树叶、球果、树液、果实、根和真菌为食，在成虫补充营养期间，对林木造成严重的危害。在美国，超过 50 种天牛袭击松类林木，90 种袭击阔叶活立木和灌木（Allison *et al.*，2004）。此外，天牛首先毁掉林木组织，为真菌提供侵染空间，为其他害虫如白蚁等打开通道，因之引起的林木腐烂和真菌感染都能对木材造成相当大的经济损失。

（2）寄主植物产生的挥发性物质是松树线虫（*Bursaphelenchuus xylophilus*）及媒介昆虫的化学生态学基础（Zhao *et al.*，2007）。松材线虫病是松树最危险的病害，寄主松树感染松材线虫病 40 d 后即可死亡。松材线虫病的发生特点是病原线虫由媒介昆虫传播。在日本和中国，松墨天牛（*Monochamus alternatus*）是最主要的媒介昆虫。松墨天牛成虫羽化出孔后，初期取食健康松树 1～3 年生枝条，雌虫性成熟后常在衰弱或新伐木上产卵，在成虫补充营养和产卵期间，携带的松材线虫经取食伤口侵入松树体内。在北美，发现 5 种天牛携带松材线虫。目前，控制媒介昆虫天牛仍然是治理松材线虫病的主要途径。除危害松林外，天牛成虫传染荷兰榆树病、栗子枯萎病、橡树枯萎病、白杨溃疡病等。果树、坚果林木、葡萄、咖啡、可可、蔬菜和农作物均受到天牛的攻击（Allison *et al.*，2004）。

(3) 除了对天牛在森林、储木场和市区的经济价值和生态学价值需要更多的了解之外，还需增加天牛对于森林健康和生物多样性潜在的生态价值的理解。例如从 1996 年至 1999 年，美国共监测到 420 种外来种。外来天牛的增多带来了诸如生态安全的种种担忧。

很多种天牛与寄主特性相关，并且只是以一种特定的生理状态攻击寄主。天牛对寄主的识别源于对植物化学线索的判定，已经从许多种天牛中鉴定了主要的利他素，包括花、烟雾、树干和叶子挥发物以及小蠹信息素。一些天牛受花挥发物的吸引，经常取食花粉和花蜜（Allison *et al.*，2004）。在森林大火期间或者大火过后，一些天牛受大火地点的吸引。这些天牛专注于火后的生境，并且在受火严重的树上产卵，但火和烟产生的特殊化合物在任何一种天牛身上尚未进行行为和电生理学的测试。天牛不通过采用性信息素和聚集信息素，而是对初级引诱物质的察觉和响应能够促进寄主的选择和自身的繁殖。多数天牛采用一种特殊的生理状态专一作用于寄主，但是很多条件下，寄主常常不适合，而且对天牛没有吸引力。在这种状况下，天牛会对生理胁迫的林木组织产生反应（Allison *et al.*，2004）。这种行为可能受树干和树叶挥发物挥发的乙醇产物的调节。天牛幼虫以林木韧皮部和木质部为食，经常与小蠹在时空上生态位重叠。天牛对于小蠹信息素和寄主挥发物的响应能够在寻求寄主、躲避食肉动物和对付极端环境时花费最小的能量。

以松树为食的小蠹虫（Coleoptera：Scolytidae）与它们的寄主松树（Coniferales：Pinaceae）通过一类类异戊二烯物质——单萜及其衍生物发生行为、生理和生物化学的化学联系。松树单萜产生于树脂，作为小蠹虫及其食肉动物的行为活性利他素，是多级营养关系的典型例子。单萜对于小蠹虫的聚集信息素也是基本的增效剂。相反，松树单萜高浓度时也对小蠹虫产生生理毒性，被视作松树重要的防御物质。研究表明，一些小蠹虫聚集信息素通过单萜氧化而产生，信息素的生物合成与寄主松树相连。但是，过去的 10 多年，几种常见的氧化单萜信息素成分通过步甲小蠹虫高度自我调节的重新合成途径也能合成。昆虫和寄主的最有趣的关系是单萜生物合成途径中的后期反应。期间同质异构的二甲烯丙基二磷酸和异戊烯二磷酸最终在树体上生成立体定向的信息素，在昆虫上生成羟基化的信息素或者双环乙缩醛。小蠹虫产生信息素、对单萜聚集信息素的反应以及对松树的信息素的反应都具有信号定向性。在类加州十齿小蠹（*Ips paraconfusus*）身上，发现了许多能够表达的线粒体 P450 基因，也许它们与单萜次生代谢物质解毒及其/或者生物合成信息素成分有关。所有的过程导致氧化信息素的产生，很可能与定向性的变化程度相联系（Seybold *et al.*，2006）。巴西甲虫（*Platyphora kollari*）包含一个齐墩果烷型皂苷。虽然这些甲虫的寄主没有这种三萜配糖，却存在 β - 香树素。这说明甲虫能够利用取食植物的香树素作为它们油酸酯酶和羟基齐墩果酸配醣的底物（Plasman *et al.*，2001）。同样，叶甲（*Oreina*）能够螯合吡咯烷生物碱，并且自己产生强心苷类化合物。螯合的化合物与寄主植物的利用模式有关，但是重新合成强心苷类化合物的机理还不清楚（Triponez *et al.*，2007）。

两种类型的引诱在小蠹虫寻找适宜的寄主时起作用，一种是初级引诱(primary attraction)，即寄主挥发物(利他素)的引诱作用，没有小蠹产生的信息素(pheromone)的影响，切梢小蠹和树脂小蠹多直接受寄主挥发物的引诱，如纵坑切梢小蠹(*Tomicus piniperda*)的重要引诱物质是 α－蒎烯，红脂大小蠹也利用寄主挥发物寻找寄主，其中引诱作用最强的是 3－蒈烯(3－carene)(Sun *et al.*，2004)。弱瘤小蠹(*Scolytus ventralis*)对寄主挥发物非常敏感，寄主的初级引诱作用很强(Macías－Sámano *et al.*，1998)。初级引诱作用往往在胁迫和机械损伤时增强，如产生乙醇等(Paine *et al.*，1997)。上述天牛的一些种类和一些松象虫如欧洲树皮象(*Hylobius abietis*)也主要依赖胁迫诱导的寄主挥发物寻找合适寄主(Schlyter and Birgersson，1999)。

另一种称次级引诱(secondary attraction)，这种引诱作用由于同种小蠹信息素与寄主挥发物共同的作用而增强，通常有 3 种类型，一是寄主挥发物的氧化去毒而产生的信息化学物质，一个典型的例子是横坑切梢小蠹(*Tomicus minor*)利用马鞭草烯醇，即(－)－trans－verbenol 作为寻找寄主和交配的聚集信息素，而 1*S*－4*R*－5*S*－(－)－trans－verbenol 是由 1*S*－4*S*－(－)－α－蒎烯转变而来(Lanne *et al.*，1987)；第二种类型是由单性小蠹虫产生的信息素，如长蠹(Platypodidae)和重齿小蠹(*Ips duplicatus*)由雄虫分泌的聚集信息素(Milligan and Ytsma，1988；Schlyter and Anderbrant，1993)；第三种类型是由两性小蠹共同分泌的信息素，以西松大小蠹(*Dendroctonus brevicomis*)为例，雌虫首先攻击寄主树，当它穿过外皮，释放包含(+)－*exo*－brevicomin 的挥发物，当它达到树脂道，树脂将从侵入孔分泌出，它释放的(+)－*exo*－brevicomin 与香叶烯(myrcene)一道吸引雄虫，为了克服寄主的抵抗，雄虫进一步释放(－)－frontalin，与以上两种成分的性信息素一道形成三种成分的聚集信息素，既引诱雄虫，又引诱雌虫，造成小蠹虫的大量侵入(Schlyter and Birgersson，1999)。

小蠹虫的寄主广布在混交林中，在寻找适于其生存和繁殖的寄主时，小蠹虫一般要飞行几百米，这期间会遇到并探测多种寄主、非寄主以及一些植物(Byers，1996)。在找寻寄主的过程中，小蠹虫一般利用林间混合的化学信息物质来定位适宜的繁殖场所。Schlyer 和 Birgersson(1999)在研究森林中气味信号的基础上提出关于针叶小蠹虫寻找寄主的先后顺序假说，其中包括选择合适的生境、选择合适的树种和选择合适的寄主三个重要步骤。非寄主叶子释放的绿叶挥发物代表着非寄主气味信号，生物学测试和行为学测试清楚表明针叶树小蠹虫通过嗅觉不仅能识别非寄主而且能避免非寄主生境和非寄主种类(Zhang，2001)，有报道绿叶气味六碳醇和醛能阻隔至少 11 种小蠹虫对聚集信息素的趋性(Morewood *et al.*，2003)。即使小蠹虫接近非寄主或着陆非寄主后，一些特殊的绿叶挥发物如trans－conophthorin、六碳醇和八碳醇足以使小蠹虫迅速离开。小蠹虫为害后大部分针叶树都会释放抑制利他素和信息素引诱作用的马鞭草烯酮，它是由针叶树中的主要成分α－蒎烯转变而来。马鞭草烯酮及其他一些萜烯的变化，显示了树木状态的

信息(Schlyter and Birgersson,1999)。

树木的地理变异影响着昆虫的生长、取食。Manninen 等(1998)在 Muonio(MU)、Suomussalmi(SU)、Korpilahti(KO)和 Saaremaa(SA)4 个地点对欧松针蚜(*Schizolachnus pineti*)和松针蚜(*Eulachnus agilis*)及其寄主欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的寄生关系进行了研究,这 4 个地点分布在由北向南、1 200 km 的梯度上。欧松针蚜以及松针蚜对 SU 地点的欧洲赤松表现出最小的取食倾向性。室内试验表明,SA 地点的欧洲赤松最受欢迎。欧松针蚜在 SU 地点的欧洲赤松上产生的蛹最少。杂食的欧洲长毛草盲蝽(*Lygus rugulipennis*)在 MU 起源的赤松上产卵显著下降。针叶的大小对松树侵染提供了较好的评价。

广布种松黄叶蜂(*Neodiprion sertifer*)信息素的主要成分是(2*S*,3*S*,7*S*) - 3,7 - 二甲基 - 2 - 十五碳乙酸酯和丙酸酯,雄虫对性信息素不同异构体的反应存在地理变异。从日本和西伯利亚到欧洲其性信息素中(2*S*,3*R*,7*R*)异构体的抑制作用逐渐增加,在远东地区(2*S*,3*R*,7*R*)异构体的比例增加至与(2*S*,3*S*,7*S*)异构体相同,仍不会影响其诱捕量,而在欧洲只加入 1% 的(2*S*,3*R*,7*R*)异构体就能完全抑制引诱作用,在北美地区的反应居二者之间。在西伯利亚(2*S*,3*R*,7*R*)异构体是必需的,(2*S*,3*R*,7*S*)异构体也存在类似的情况,而在日本、欧洲和北美(2*S*,3*S*,7*S*)乙酸酯和丙酸酯单独都具有引诱作用,(2*S*,3*R*,7*S*)和(2*S*,3*R*,7*R*)构型的乙酸酯和丙酸酯都没有引诱作用(Anderbrant *et al*. ,2000)。

同样,昆虫的地理变异也影响着捕食者的选择。在法国、波兰和意大利,食肉昆虫松干蚧花蝽(*Elatophilus* spp.)、褐蛉(*Hemerobius stigma*)可以利用 3 种危害松树韧皮部的害虫 *Matsucoccus feytaudi*、以色列松干蚧(*Matsucoccus josephi*)、日本松干蚧(*Matsucoccus matsumurae*)的性信息素作为利他素而捕食它们。日本松干蚧的性信息素对起源于科西嘉和意大利的食肉昆虫更具吸引力,然而,起源于法国 Aquitaine 地区和波兰的更易受 *M. feytaudi* 性信息素的吸引(Branco *et al*. ,2006)。

地理环境也影响着昆虫的种内多态性。昆虫化学信息物质显示出相当大的地理变异。采用 HPLC - MS 检测从法国 Massif Central 到巴尔干半岛 18 个叶甲[*Oreina*(*Coleoptera*,*Chrysomelidae*)]种群体内的强心苷类化合物强心甾的变化,结果显示出相当大的地理变化。在检测的 50 种化合物中,只有 14 种在每个种群中共有,36 种在 18 个种群中存在变化,没有任何 2 个种群显示完全一样的强心苷类化合物组成。驱动这种种内多态性的进化动力很复杂,包括遗传和环境变化。种群内信息化学物质的分化源于寄主 - 植物的利用,也包括遭遇肉食动物的水平或者类型的自然选择。遗传漂变也是一个原因。其中,也有固定行为,比如 14 种成分在所有种群中是固定不变的(Triponez *et al*. ,2007)。

虽然存在着地理隔离,但是一些昆虫对一些信息素的响应确实是一致的。红脂大小蠹(*Dendroctonus valens*)原产于北美地区,在北美广泛分布,估计于 20 世纪 80 年代传入中国,1998 年在山西暴发成灾,以后在河北、河南、陕西也造成大面积灾害。该虫在选择寄主时能利用多种松树的挥发物质。在北美多个地点和中国一

个地点检测红脂大小蠹对松树挥发油（作为诱捕剂）的响应，为确定是否地理隔离促进该虫对寄主化合物的当地适应性，探究原产地和引入地该虫潜在的行为差异，特别是在新扩张区域，理解寄主选择的化学生态学对于监测和控制红脂大小蠹，促进信息素的发展提供了机会。分析表明，在北美和中国的红脂大小蠹对不同的寄主挥发物产生了区域差异。但是，单萜物质（+）-3-蒈烯在北美和中国都是红脂大小蠹最有效的诱捕剂（Erbilgin *et al.*，2007）。

昆虫成虫寻找高质量寄主材料的能力具有高度的艺术性。例如，在低质量寄主材料上的双斑弗天牛（*Phoracantha semipunctata*）幼虫存活率下降、发育期延长，与来自高质量寄主上发育形成的成虫相比，体型较小。体型大的雄性成虫可以在单位时间内，在较大的范围内找到配偶，在竞争中战胜对手，成功交配。这意味着成虫占有高质量的寄主材料具有更强的适应性（Hanks *et al.*，1996）。

大多数天牛对于寄主材料的生理条件具有选择性。这种特性大概源于化学调节。推测在低质量寄主上，发育晚的幼虫形成成虫时处于不利的竞争地位。高密度的幼虫能导致幼虫的侵略性遭遇，导致同种降低产卵率。化学信号可以帮助这些个体迅速占据寄主并对寄主质量进行评价，阐明了化学信息素最终在天牛生活史的重要性（Allison *et al.*，2004）。

不同胸径的油松挥发物成分有一定的差异，胸径处周长 30～60 cm（+）-柠檬烯、水芹烯的含量较高，柠檬烯对红脂大小蠹具有一定的驱避作用，红脂大小蠹可以根据不同直径松树树皮挥发物的差别，选择直径较大的合适油松进行寄生（王鸿斌等，2005；Sun *et al.*，2004）。Rose 等（2005）发现欧洲松树皮象（*Hylobius abietis* L.）能识别化学农药处理过的食物并选择未处理过的食物来源。

不同造林方式和经营措施对森林生物区、对动物，特别是对无脊椎动物的影响了解得较少。但是仅有的研究表明，森林动态影响着土壤动物群落。在意大利低酸地区的云杉林，通过对 3 个发育阶段的云杉林（皆伐、更新和成熟林）和样地南北 2 个无林区的土壤动物群落、土壤物理化学性质和营养矿化的比较，发现动物种群随着云杉林的动态而变化。成熟林中螨虫密度较高。在更新和皆伐迹地上弹尾目昆虫密度较高，并且大多土壤动物区系的种类都有分布。在更新林分中，特别是在南坡，动物丰富度最高。这也许是禾本植物和云杉落叶密厚，导致较高的土壤异质性造成的。但是，成树林的土壤动物多样性最低。推测是草本覆盖和食物质量下降引起的。成熟林下枯枝落叶输入量大，分解缓慢，符合动物的这种分布。动物的多样性与碳矿化成正相关。南坡和北坡的土壤动物群落的变化显著不同（Salmon *et al.*，2008）。

在巴西热带和亚热带雨林地区，Grimbacher 等（2007）采用未抚育林、幼龄纯林、幼龄混交林、生态补偿林、老龄纯林、草原和邻近的热带雨林作为对象，研究步甲的聚集规律时发现：对于没有干扰的热带雨林，甲虫聚集类似之处在于，随着林龄和结构复杂而增加。聚集程度依次为 38～70 林龄的热带林分、30～40 林龄的

亚热带林分、6～22年林龄的林分。5～20年的年轻林分、纯林和混交林的甲虫聚集与草原相似，认为庞大的树冠和充分的复杂结构是甲虫聚集的重要因子。在北美东部，如果失去原始生境（在相当大的空间范围内林木皆伐），严重危害森林的埋葬虫（*Nicrophorus americanus*）将会减少90%，但是相邻森林里的埋葬虫数量没有改变。

植物结构和功能的变化能够影响哺乳动物和节肢动物对许多木本植物的取食倾向性。为研究颤杨（*Populus remuloides*）叶子化学成分的年龄变化对食草动物群落和生态系统进程的影响，在威斯康星州7个地点选择6个不同年龄段的颤杨无性系，分别分析缩合单宁、酚酸配糖、氮、淀粉和可溶性糖的浓度。每个无性系间和年龄间的测试指标都显著不同。平均来看，缩合单宁的浓度在第一个五年加倍，其后都相当稳定。酚酸配糖浓度在第一个五年高，以后急剧下降。单宁、酚酸浓度高于氮和糖类的浓度。缩合单宁和酚酸配糖数量的变化以及与年龄有关的平衡，可能对取食颤杨的食草动物产生重大影响，影响落叶的分解和营养循环（Donaldson *et al.*，2006）。

幼虫的表现决定于幼虫的发育阶段。但是，幼虫的生长也随着植物的质量而改变（以碳氮为基础的次生物质浓度的升高与幼虫生长速率下降相关）。较大的林木年生长减少管胞的长度，与幼虫第二次蜕皮时期的生长速率正相关。寄主的内在生长影响昆虫的发育（Heijari *et al.*，2008）。

三、森林植物的化学防御

化学防御在植物中普遍存在，是植物自我保护的关键特性之一（Vicari and Bazely，1993），主要表现在植物体内含有不同种类的次生代谢物质，如生物碱、强心苷、有机酸、单宁和萜类等。这些化合物在植物不同的部位能够行使不同的功能，如萜类不仅可以使植物的适口性减弱，而且可以将填充输导组织的大相对分子质量化合物消融。许多植物在正常生长条件下几乎没有任何防御，只有在受到伤害之后才表现出驱避性，如次生代谢物质开始形成；或者在受伤后发生特异性生理反应及基因表达，产生特异蛋白。由于在伤害后需要较快的诱导产生防御，因此这种诱导防御在生长快速的植物或者植物组织中普遍存在，而在生长缓慢的植物或者组织中很微弱或者根本没有（Kessler and Baldwin，2001）。

森林植物在受到微生物侵染时，植物器官会发生化学变化来拮抗侵染。20世纪90年代中期以来，橡树猝死病（*Phytophthora ramorum*）造成加利福尼亚和俄勒冈州森林中橡树大面积死亡。但并不是所有的树木都死亡了，说明一些树木对真菌具有抗性。从橡树韧皮部中提取了9种酚酸物质，对与橡树猝死病人为接种或者推定侵染橡树猝死病的树木进行定量分析发现，溃疡样品与无病样品的酚酸含量差异显著，没食子酸、对羟苯基乙醇以及鞣花酸差异最显著。生物测定显示，没食子酸、对羟苯基乙醇显著抑制橡树猝死病、疫病菌（*P. cinnamomi*、*P. citricola*、*P. citrophthora*）的活性（Ockels *et al.*，2007）。

不仅活林木的心材能够产生、积累不同的生物活性物质来保护自己，免受微生物的腐蚀，即使林木死亡后，心材防御物质继续发挥作用，但是这种自我保护能力存在差异。采用7种美国西部针叶树心材的乙酸乙酯提取液和提取液中的个体挥发油来检测对橡树猝死病的抗菌活性发现，提取物中的化学物质在各个树种间的数量和质量差异很大，熏香雪松（*Calocedrus decurrens*）以及西部雪松（*Thuja plicata*）提取液的抑菌能力最强，其次是黄桧（*Callitropsis nootkatensis*）、西部刺柏（*Juniperus occidentalis*）和罗氏红桧（*Chamaecyparis lawsoniana*）的提取液，花旗松（*Pseudotsuga menziesii*）和红木（*Sequoia sempervirens*）的提取液抑菌能力最弱（Manter *et al.*，2007）。

在植物受到侵害时，这种化学防御机制常常迅速启动。蓝桉尺蛾（*Mnesampela privata*）取食蓝桉（*Eucalyptus globulus*）的叶子，喂养3个月时与对照（未取食叶）相比取食叶的挥发物质、多酚等没有显著变化，但是单宁的含量却急剧上升了。8个月结束试验时，单宁的上升趋势停止了，说明树木对昆虫取食的响应是迅速的。叶子中单宁的水平与蓝桉尺蛾幼虫的存活率呈负相关关系。单宁对于蓝桉尺蛾幼虫是一种毒素或者拒食剂（Rapley *et al.*，2008）。

植物与动物相比，具有免疫存储功能。这种免疫存储功能能帮助植物产生更强烈的防御功能。连续5年秋白尺蛾（*Epirrita autumnata*）幼虫取食山桦（*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*）叶子，产生滞后诱导抗性（delayed induced resistance，DIR，）的山桦比被取食一个季节的山桦产生更多的防御响应。在山桦树上的秋蛾蛹的重量降低，幼虫阶段延长。进一步研究发现，山桦树木的酚酸对秋蛾的影响与对照（取食一个季节）不同。栎精/山柰素比率上升，意味着山桦被取食造成自身的氧化胁迫。在山桦树木上，酚酸特别是水解单宁，降低了蛹的重量，在对照树木上，这种影响不重要。水解单宁同时延长雌性的幼虫期，过氧化物酶活性延长雄性的幼虫期。在山桦树木上，对于诱导的抗性的合理解释是，在幼虫消化器官内提高了酚酸化合物的氧化能力。酚酸氧化产生的半醌、醌、自由基和ROS可能具有毒性，对于秋白尺蛾来说是一种拒食剂（Ruuhola *et al.*，2007）。

针叶树化学防御的次生代谢产物大体分为两类，一类为单萜物质和松脂酸，贮存于包状腔（blisters）或树脂道（resin ducts）中（Johnson and Croteau，1987），另一类为可溶性酚类物质和复杂多酚化合物，分布于特殊韧皮薄壁细胞内（Franceschi *et al.*，1998）。当这些组织受外物侵入破坏后，将释放次生代谢产物，阻挡外物进一步侵入。针叶树木遭受小蠹虫及其伴生真菌入侵时，可按时间的进程产生3种类型的诱导反应，即诱导松脂的产生、过敏反应（hypersensitive response）和滞后抗性反应（Lieutier，2002）。诱导性松脂常常与原生性松脂相伴而生，原生性松脂流快速排干后（约24 h），经2 d会出现新的松脂流，且流量持续几天呈增加趋势，第5天时松脂流量为原生性松脂流量的2～3倍（Ruel *et al.*，1998）。诱导松脂也可干扰小蠹虫信息素的释放，从而防止小蠹虫聚集攻击。过敏反应在许多针叶树木抵御小蠹虫及其伴生真菌入侵过程中发挥着巨大作用（Paine *et al.*，1997）。滞后抗

性属于诱导防御反应中的一类，但发生的时间较长，涉及细胞分裂和分化等复杂过程。针叶树木受小蠹虫攻击后，会诱导产生两种滞后抗性，即创伤周皮（wound periderm）和诱导保护现象（induced protection phenomenon）。在挪威云杉上大量接种低于致死剂量的小蠹虫伴生真菌，3 周后，在同一部位再接入致死剂量的该种真菌，结果发现树木不但没有死，而且其抗性反而提高了。同时发现接入不带菌琼脂培养基后树木的抗性也有较大提高，但没有接入真菌的提高幅度大。这种诱导性保护现象的产生过程可能与在伤口周围产生了创伤性树脂道有关（traumatic resin ducts）（Krokene *et al.*，1999）。在白云杉（*Picea glauca*）遭受白松木蠹象（*Pissodes strobi*）危害后也会出现创伤性树脂道（Nagy *et al.*，2000）。创伤性树脂道的形成使寄主树木不仅在局部产生了诱导保护，也使整棵树产生了诱导保护，它是树木整体抗性水平提高的标志（Lieutier，2002）。

植食性昆虫能够在一些针叶树中诱导萜类化合物生成。如白松象鼻虫取食云杉后，可导致（－）－芳樟醇的释放量异常（Keeling and Bohlmann，2006）。萜类化合物在针叶树中具有重要的生态作用，特别是单萜化合物在寄主的识别选择、信息素信号及三层营养关系中具有重要作用。除此之外，萜类化合物对蛀干蠹虫具有一定的毒性作用（Phillips and Croteau，1999；Trapp and Croteau，2001）。如柠檬烯和 3－蒈烯，它们与其他生物活性因子通过协同作用来阻碍昆虫的侵害（Raffa and Berryman，1983）。利用实时荧光定量 PCR，对 α－蒎烯合成酶基因（alpha－pinene synthase gene）在红脂大小蠹侵害油松树干韧皮部早期的表达研究发现，该基因在红脂大小蠹侵害的初期被积极动员，表达水平在侵害后的第 4 d 达到最大值。随后，表达水平逐渐下降。发现树脂中 α－蒎烯的含量随着时间变化是先降低后升高的。在侵害后第 4 d，含量最低；在第 15 d，含量达到最大值。α－蒎烯含量的变化与 α－蒎烯合成酶基因表达水平变化揭示出萜烯合成酶基因动员表达增高到其产物积累增加具有滞后性。酚酸在红脂大小蠹侵害后的第 2 d 就增高，不同的酚酸在随后的侵害过程中变化发展趋势不完全相同。没食子酸是先增加而后降低，然后再增高，到侵害后第 15 d 时到达峰值；对羟基苯甲酸的趋势与没食子酸相近，但前期增加不明显，与对照相比没有差异显著性；而香豆酸在增高之后就一直逐渐缓慢降低。

通过土壤肥力梯度监测真菌松枯梢病（*Diplodia pinea*）和松黄叶蜂（*Neodiprion sertifer*）诱导的欧洲黑松（*Pinus nigra*）防御蛋白质、针叶和韧皮部中可溶性蛋白质活性。欧洲黑松针叶和韧皮部中可溶性蛋白质随着肥力的增加而下降，但是防御蛋白质活性随着地力的增加而增加。韧皮部胰岛素抑制剂活性与任何诱导和肥力处理均没有响应。松树组织中的营养质量随着地力的增加而下降，但是几种基于蛋白质的防御同时上升了（Barto *et al.*，2008）。

抗坏血酸盐是动物和植物体内主要的水溶性抗氧化剂，对于植食昆虫也是基本的营养。抗坏血酸盐氧化酶（AO）被认为用来发挥植物防御的功能，来减少抗坏血酸盐流向昆虫的有效性。但是对于转基因杨树（*Populus tremula* × *Populus alba*）

来说，提高 AO 水平不能防御毛虫（*Lymantria dispar*）和蚂蚱（*Melanoplus sanguinipes*）的取食。毛虫和蚂蚱内脏的低氧水平也许限制消化 AO 的活性（Barbehenn *et al.*，2008）。

四、森林植物－害虫－天敌之间的化学关系

近年植物－害虫－天敌之间的化学关系引起了广泛的重视，同样在森林生态系统中三营养段食物链的化学关系方面也进行了一些研究。经过长时间的相互适应，小蠹和天敌之间可以协同进化。研究表明，疑山郭公甲（*Thanasimus dubius*）对瘤额大小蠹具有完全的生存适应性，并能有效地利用瘤额大小蠹信息素，确保与瘤额大小蠹发育和入侵节奏的一致性（Vite and Williamson，1970）。Borden（1982）发现截尾金小蜂（*Tomicobia tibialis*）能够利用寄主树木和齿小蠹信息素，在小蠹入侵寄主树木前产卵于齿小蠹鞘翅和前胸背板上。同时小蠹信息素的引诱成分也在变化，例如在美国，天敌黑腹美洲郭公虫（*Enoclerus lecontei*）可以被东部和中西部松齿小蠹（*Ips pini*）的信息素成分引诱，而对本地小蠹信息素成分反应不强烈，这是因为天敌更喜欢（＋）－ipsdienol 和 lanierone 的混合物，而松齿小蠹仅释放（－）－ipsdienol 作为聚集信息素，这种差异的出现就使小蠹不易被天敌发现（Dahlsten *et al.*，2004）。Zhang 等（2008）采用气相色谱－触角电位联用仪（GC－EAD）研究了加利福尼亚海岸的分布区重叠的 6 种小蠹虫红脂大小蠹（*Dendroctonus valens*）、脊沟缝锤小蠹（*Gnathotrichus retusus*）、根小蠹（*Hylastes tenuis*）、西黄松齿小蠹（*Ips mexicanus*）、加州松齿小蠹（*Ips plastographus maritimus*）、银杉平海小蠹（*Pseudohylesinus sericeus*）以及 2 种它们的捕食者红凸美洲郭公虫（*Enoclerus sphegeus*）、坚甲（*Lascontonus tuberculatus*）对合成 *Ips* spp. 信息素成分、寄主和非寄主的挥发性物质的反应。甲虫出现在溃烂感染的辐射松（*Pinus radiata*）树脂上，对于源自齿小蠹（*Ips* spp.）的半萜烯和单萜烯乙醇信息素成分的 EAD 反应显著不同。加州松齿小蠹的触角对于（±）－齿小蠹二烯醇、（±）－小蠹烯醇、反式－2－甲基－6－亚甲基－3，7－辛二烯－2－醇以及 anierone 反应强烈。西黄松齿小蠹对于（1*S*，2*S*）－（－）顺式－马鞭草烯醇反应强烈，对于（±）－齿小蠹二烯醇、（±）－小蠹烯醇、反式－2－甲基－6－亚甲基－3，7－辛二烯－2－醇反应较弱。根小蠹对于（1*S*，2*R*）－（－）反式－马鞭草烯醇产生反应，对－（－）顺式－马鞭草烯醇和 2－甲基－3－丁烯－2－醇响应较少。红脂大小蠹、脊沟缝锤小蠹、银杉平海小蠹一般对于所有的 *Ips* spp. 信息素物质产生反应，除了红脂大小蠹、脊沟缝锤小蠹对 2－甲基－3－丁烯－2－醇、脊沟缝锤小蠹、银杉平海小蠹对月桂烯醇无反应之外。西黄松齿小蠹只对小蠹烯醇和齿小蠹二烯醇中的（－）－*e*－对映体产生反应。然而加州松齿小蠹对 Ipsdieno 中的（－）－小蠹烯醇、（＋）－和（－）－对映体均产生反应。2 种捕食性天敌（*E. sphegeus*、*L. tuberculatus*）对一系列的 *Ips* spp. 信息素成分产生反应。红凸美洲郭公虫、脊沟缝锤小蠹、根小蠹、西黄松齿小蠹对于寄主释放的单萜没有触角反应。但是红脂大小蠹和加州松齿小蠹对几种单萜有不同水平的反应。

有趣的是，雌性红脂大小蠹触角对于(－)－柠檬烯产生反应，而不对(＋)－柠檬烯产生反应。坚甲触角对于 α－和 β－蒎烯反应弱。对于选择非寄主挥发物质，6种甲虫的 EAD 反应相当一致，对于释放的反式－conophthorin 反应最强烈。大多数种类对于芳樟醇和香叶基丙酮的反应较弱，对于(E)－2－己烯醛、(Z)－3－己烯基乙酸酯和苯甲醇几乎没有反应。银杉平海小蠹对于非寄主挥发物质的反应与其他种类稍有不同，对于沉香醇反应强，对于 C_8醇反应弱。2 种捕食者对于非寄主挥发物质能够察觉，但是反应很弱。*L. tuberculatus* 对于反式－conophthorin 的反应相对较强。2 种雌雄齿小蠹(*Ips* spp.)的触角反应没有显著差别。对辐射松、小蠹、天敌三层营养段食物链的化学关系的研究，为此类甲虫和关键的捕食者以及以后鉴定诱捕剂和拒食剂化学信息物质(聚集信息素、寄主利他素、非寄主驱避剂)提供了电生理学基础。

张咏洁等(2008)利用 Y 形嗅觉仪测定天敌对寄主和红脂大小蠹排泄物的行为反应发现健康油松挥发物、红脂大小蠹危害后油松挥发物及虫粪挥发物对红脂大小蠹的天敌颚甲(*Prostomis* sp.)都有显著的引诱作用，尤其对虫害油松挥发物趋向行为更强烈。该天敌昆虫在栖境定位和寄主选择过程中所利用的挥发物主要来自油松挥发物、虫害后的油松挥发物和虫粪挥发物。油松挥发物(S)－(＋)－3－蒈烯引诱该天敌的效果显著的优于其他单萜；野外试验证明(S)－(＋)－3－蒈烯同样是红脂大小蠹的主要引诱物质(Sun *et al.*，2004)。

五、森林生态系统化学生态学研究在森林保护中的应用

1. 利用信息化学物质监测森林害虫

信息化学物质如性信息素、聚集激素和利他素在森林昆虫分布区和发生范围的检测(detection)、发生期监测(monitoring)、暴发监测和发生量的监测几个方面都得到了广泛的应用。如在山西省严重危害的靖远松叶蜂，以前通过人工调查没有在林分条件很好的太岳山国家森林公园五龙川林区发现该叶蜂，认为没有该虫分布。鉴定了靖远松叶蜂性信息素以后，采用信息素进行检测，引诱到了该种叶蜂，说明该地区由于林分条件好，对叶蜂的抵抗能力强，叶蜂处于极低的密度(Zhang *et al.*，2005)。

害虫的发生期受气候因子的影响很大，对于一些发生期集中且变动较大的害虫来说，准确地监测其发生期，对有效进行防治十分重要。尤其是森林害虫，用常规的人工调查方法很困难，往往延误防治时期，利用化学信息物质进行发生期的监测，能准确掌握羽化初期，为及时防治奠定了基础。利用靖远松叶蜂性信息素和松树萜类配制的红脂大小蠹和松褐天牛引诱剂进行发生期监测(陈京元等，2003；Zhang *et al.*，2005)，利用聚集信息素监测云杉八齿小蠹(*Ips typographus*)的成虫扬飞期(孙晓玲等，2006)都取得了成功。

很多害虫具有周期性或突发性暴发的特点，在非暴发期虫口密度很低，不容易发现，而从低密度到高密度的暴发期的时间往往很短。利用信息化学物质进行害

虫暴发和发生量的监测,能准确地发现害虫从低密度到高密度的上升期,如这时及时采取措施进行防治,能有效地控制灾情,尤其是如能在暴发早期发现,可以采取生物防治,如果到了暴发后期就只能采取化学防治了。我国在利用马尾松毛虫(张爱兵等,2001)、靖远松叶蜂(陈国发等,2003; Zhang *et al.*,2005)性信息素监测害虫种群数量方面都取得了成功的经验。

对害虫发生量的监测需要建立诱捕量与虫口密度或危害程度的关系。由于各种影响因子的作用非常复杂,不同的立地和林分条件其诱捕数量与林间虫口密度的关系不一样,所以目前对信息素进行害虫发生程度的监测有不同的结论,有肯定的(Sanders, 1988; Thoppe *et al.*, 1993; Evenden *et al.*, 1995; Buchelos *et al.*, 1999),也有否定的(Shepherd *et al.*, 1985; Sweeney *et al.*, 1990; Carter *et al.*, 1992; Esteban *et al.*,1994)。进一步的研究表明建立准确的害虫暴发和危害程度预测模型需要注意以下几个方面:(1) 选择适当的诱芯成分配比、剂量和释放率(Shepherd *et al.*,1985; Thorpe *et al.*,1993; Aukema *et al.*,2000; Morewood *et al.*, 2003);(2) 使用合适的和非饱和型的诱捕器(Houseweart *et al.*,1981; McCravy *et al.*,2000; Zhang *et al.*,2005);(3) 适宜的诱捕器的林间设置数量和方式(Shepherd *et al.*,1985);(4) 根据害虫的危害特性采用不同的虫口密度估计方式,除虫口密度外,可采用被害率和划分危害等级等相对密度估计法(张爱兵等,2001;Herz *et al.*,2000; Zhang *et al.*,2005);(5) 结合各种环境因子,选择适当的建模方法(张爱兵等,2001;Allen *et al.*,1986; Sanders,1988; Zhang *et al.*,2005)。

将信息素与植物挥发物利他素结合能提高检测的准确率。采用多种复合引诱剂可提高监测效率。瑞典隆德大学用欧松梢小卷蛾(*Rhyacionia buoliana*)、欧洲松毛虫(*Dendrolimus pini*)、模毒蛾(*Lymantria monacha*)、小眼夜蛾(*Panolis flammea*)、欧洲赤松叶蜂(*Diprion pini*)、松黄叶蜂(*Neodiprion sertifer*)的信息素制成6种欧洲赤松害虫的复合诱芯,与单种诱芯比较,复合诱芯中欧洲松毛虫、模毒蛾、松黄叶蜂的诱捕量明显降低。松黄叶蜂的诱捕量受到欧洲赤松叶蜂的抑制,欧洲松毛虫与模毒蛾之间没有明显的影响(Johansson *et al.*,2002)。所以如何复配需要进行详细研究。有明显抑制作用的种之间不宜复配,但相互之间无抑制作用或相互影响不大的种可以制作复合诱芯进行监测。

信息化学物质在入侵种的检疫和监测中起到了很大的作用,如天牛的行为活性化学信息在国际港口对天牛的监测中的应用。一种来自欧亚的种类,地中海松树的害虫松瘤小蠹(*Orthotomicus erosus*)已经进入加利福尼亚。松瘤小蠹对信息素——单萜(单萜苷和半萜的混合物)的定向性反应,是改进诱捕剂的关键因子(Seybold *et al.*,2006)。新西兰政府为保护当地大量针叶树和本地特有森林,应用信息素和利他素诱捕法,在全国普查外来入侵蛀干害虫情况,进行害虫虫情监测。2002—2005年建立旨在探测新定居种的早期预警体系,测试不同诱饵对已定居种和新入侵种诱捕的有效性,研究诱捕器位置和寄主树木远近对诱捕量的效果,从而不断改进诱捕技术。试验结果表明,这一项目有助于早期预测任何新入侵及

定居的物种，从而提高成功防除害虫的机会（Brockerhoff *et al.*，2006）。美国从1981年开始采用舞毒蛾的信息素监测整个种群的扩散情况，并根据监测数据建立模型对其扩散进行预测，指导防治（Patrick *et al.*，2007）。加拿大也利用舞毒蛾的性信息素监测该虫的发生，以指导对该入侵种的根除计划。在虫口密度很低的时候，诱捕器密度每平方英里不超过1个，如果诱到了蛾子，下一年的诱捕器密度就增加至32～64个，进行大量引诱防治，防治后的第一年在防治区仍保持这个密度，防治区以外半英里的范围内诱捕器密度为每平方英里16个，第二年为16个，第三年回到1个，连续两年没有诱到蛾子就表明舞毒蛾已根除，诱捕器密度回到监测时的密度。欧洲利用栗树潜叶蛾（*Cameraria ohridella*）信息素进行监测，确定了该虫入侵种的世代数和不同年份的种群动态变化，发现暴发年和非暴发年相间发生的现象（Kindl *et al.*，2002；Kalinová *et al.*，2003；Svatoš *et al.*，2009）。我国正在利用信息化学物质监测松褐天牛及松材线虫病和红脂大小蠹的传播蔓延和发生情况。

2. 利用信息化学物质防治森林害虫

信息化学物质防治害虫的主要方法包括大量诱捕法（mass-trapping）和迷向法（mating disruption）。随着森林害虫管理上的研究不断深入，运用该法都有一些成功的例子。驱避剂的应用及引诱剂与驱避剂结合起来的推拉（push and pull）防治法，也得到了很多研究和应用。

研究结果表明大量诱捕法雌雄比例接近1∶1，且雌雄均为单次交配的害虫是大量诱捕法防治的最佳对象，诱杀大部分雄蛾就能产生显著防治效果。我国应用最成功的白杨透翅蛾性信息素大量引诱就属于这种情况（于保生等，2006）。利用栗树潜叶蛾（*Cameraria ohridella*）信息素进行大量诱捕防治的研究表明能降低种群密度（Svatoš *et al.*，2008）。Schlyter等（2001）在中国内蒙白音敖包2 000公顷云杉林（*Picea mongolica*）中用80个重齿小蠹（*Ips duplicatus*）信息素ipsdienol和*E*－myrcenol诱捕器进行连续3年的诱捕，每年诱到50万至170万头重齿小蠹，云杉死亡从600株下降118、100和88株。20年的动态分析表明气候原因不可能导致这种下降，说明了信息素防治的作用。

松黄叶蜂（*Neodiprion sertifer*）性信息素干扰交配研究表明，处理区与对照区相比引诱率和种群密度明显降低。在处理区有43%的卵块只产生雄茧而对照区只有3%（Martini *et al.*，2002）。利用云杉小卷蛾（*Cydia strobilella*）的性信息素在云杉（*Picea glauca*）种子园进行迷向防治，处理区诱捕率降低达98%，球果被害率仅17.3%，而对照被害率为56.4%（Trudel *et al.*，2006）。国内外已经开发生产的密布式信息素释放器有空心纤维型、夹层塑片型和微型胶囊等。美国采用舞毒蛾信息素微胶囊剂用飞机喷洒防治舞毒蛾，使其交配率降低97%以上，种群增长率降低82%以上（Thorpe *et al.*，1999），不育的卵能达到95%以上（Thorpe *et al.*，2007）。研究还发现每间隔30 m进行防治也可取得相似的效果并节约成本（Tcheslavskaia *et al.*，2005）。

应用驱避剂防治害虫的策略即是防止害虫找到寄主。驱避剂可以从自然资源

中获取，如从昆虫、植物中提取，或人工合成。美国已成功地从南方松大小蠹的雄性成虫中分离出马鞭烯酮抑制剂，用马鞭烯酮保护扩散前缘尚未受害的树木，同时伐倒已被害的松树做饵木，有效地控制了该小蠹虫的扩散、蔓延。这种方法已在美国数州对该小蠹虫的管理实践中得到应用，并且正在向美国环保局申请注册马鞭烯酮为正式高效、无公害药剂（孙江华等，2000）。反式马鞭烯酮也可以干扰红脂大小蠹对利他素混合物的反应，对红脂大小蠹和山松大小蠹（*Dendroctonus ponderosae*）具有驱避作用，可以用于保护个别有价值的松树，并且它对天敌种群没有干扰，也不会引起次期性钻蛀害虫的暴发（Rappaport *et al.*，2001；Sun *et al.*，2003；Gillette *et al.*，2006）。

研究小蠹虫类与非寄主的关系对于开发驱避剂，利用非寄主植物的挥发性物质来干扰、迷惑害虫对其寄主植物及产卵场所的选择具有重要意义，可成为害虫控制的一种新手段。Wilson 等（1996）证明两种六碳醇（*Z*）-3-己烯醇和（*E*）-2-己烯醇的混合物释放率为 8 mg/d，就能减少黑山松大小蠹对寄主树木的侵害。苯甲醇发现于非寄主愈伤组织，每天 700 mg 就能减少梢小蠹（*Tomicus destruens*）对寄主原木的危害（Guerrero *et al.*，1997）。Dormnnt 等（1998）用石松（*Pinus cembra*）提取物喷洒落叶松球果，防止了球果花蝇的危害。

非寄主挥发物和马鞭烯酮联合使用能明显降低西松大小蠹（*Dendroctonus brevicomis*）对西黄松（*Pinus ponderosa*）的危害（Fettig *et al.*，2009）及黑山松大小蠹对黑松侵害（Borden *et al.*，1998；Huber and Borden，2001；Borden *et al.*，2003）。Jactel 等（2001）报道了 trans-conophthorin 与 NHV 醇的混合使用减少了 89% 的十二齿小蠹侵害未挂诱捕器的松木，减少了 62% 的十二齿小蠹侵害挂诱捕器的松木。

将驱避剂与引诱剂结合防治害虫的"推拉"策略（push-pull technology）已成功地运用于控制山松大小蠹（Lindgren and Borden，1993）和类加州十齿小蠹（*Ips paraconfusus*）（Shea and Neustein，1995）。在暴发期将驱避的化合物放置于林内，同时将聚集信息素的诱捕器放置于林外，这样将林内驱逐出来的小蠹虫赶入林外的诱捕器里。具体的技术还需要不断发展和完善。

信息素与化学不育剂、病毒、细菌等可以配合使用。采用性信息素把害虫诱来，使其与不育剂、病毒、细菌等接触，然后飞走，与其他昆虫接触、交配。这样，对其种群造成的损害要比当场杀死大得多。这是近年来国内外开始研究的一个新领域，目前还处于试验和探索阶段。赵博光等（1996）以大袋蛾为实验昆虫，用性信息素核型多角病毒制成的橡皮头诱芯进行了风洞和林间试验，取得了有意义的结果。此技术对雄虫多次交配，或雄虫性比明显高于雌虫的害虫，可能更有实用价值。刘云鹏等（2005）报道了将引诱剂与白僵菌无纺布菌条联合使用防治松褐天牛（*Monochamus alternatus*），得到了良好效果。

抑制产卵的化学信息素也可以用于短期内保护高质量的原木不受侵害。对于非大量聚集的天牛来说，使用吸引性化学信息素也许难以奏效。但是，一些天牛种类确实大量聚集，诱捕可以达到生物学的显著水平。Allison 建议添加小蠹的信息

素可能会达到更好的诱捕效果。如果将来能够形成有效的驱避剂,这些化学信息素将使"推拉"策略与发展的诱捕剂相结合来控制天牛的行为,以保护树木和原木,使损失降低到最低程度。

引诱天敌的信息化学物质的应用,可以人为增加天敌的作用。利用野蚕黑卵蜂寄主识别利他素,成功诱使野蚕黑卵蜂寄生非寄主马尾松毛虫卵并羽化出下一代,使野蚕黑卵蜂在仅能寄生野桑蚕和桑蚕的基础上增加了一种人工新寄主——马尾松毛虫卵(韦国栋等,2005)。利用天幕毛虫(*Malacosoma americanum*, *M. disstria*)的示踪信息素类似物可以干扰其信息素系统,从而使幼虫的聚集受到破坏,幼虫的死亡率增加(Fitzgerald,2008)。

3. 利用次生代谢物质开发、应用天然产物杀虫剂和除草剂

目前,林业上使用合成除虫菊酯等杀虫剂用于保护林木。但是,此类杀虫剂不但对于昆虫,而且对于水生生物都具有毒性,对环境造成极大的破坏。发展源于植物的、在自然状态下可以更新和容易降解的保护性拒食素等化合物是具有前途和希望的保护策略。近年来国内外学者已经着手研究病虫害诱导的树木抗性,即生物胁迫发生时,树木体内会产生抵抗这些不良作用的化感活性物质。例如,松树象鼻虫是寄主为欧洲赤松的广谱性食草动物,可以取食桤木(*Alnus glutinosa*)、杨树(*Populus tremula*)、山毛榉(*Fagus sylvatica*)、欧洲荚蒾(*Viburnum opulus*)、冬青(*Ilex aquifolium*)、欧洲七叶树(*Aesculus hippocastanum*)、紫丁香(*Syringa vulgaris*)、纺锤树(*Evonymus europaeus*)、胡桃(*Juglans regia*)、红豆杉(*Taxus baccata*)等非寄主植物。研究发现,欧洲七叶树、红豆杉、冬青、杨树的甲醇树皮提取物对松树象鼻虫具有拒食活性;栗子、山毛榉、紫丁香、欧洲荚蒾的戊烷树皮提取物是松树象鼻虫取食的刺激物。芳香族化合物苯甲醇、2-苯基乙醇是松树象鼻虫的拒食剂。B-谷甾醇和5-(羟甲基)-2-糠醛为取食刺激物(Eriksson *et al.*,2008)。根据这一发现,可以进一步研究森林植物化感物质对林业害虫、病害、杂草和线虫的防除,即天然产物杀虫剂和除草剂的研究、开发与应用。目前从植物中提取出的天然杀虫剂主要有:鱼藤酮、苦木素、烟碱、松树精油等。

六、结语

由于森林化学生态学涉及森林中各个生物类群,特别是植物与植物、植物与动物、植物与微生物相互之间的化学关系,人们更加重视认识生物相互关系的内在机制,尤其是生态学中种群、群落结构和生态位理论与化学信息网之间的联系。森林植物抗性化学机制的研究,不断从分子水平深入探索森林植物防御的调节过程和机制,将为森林病虫害防治提供理论依据和方向,化学生态学的成果正应用于有害物综合治理中,更加经济有效的应用技术在不断地发展。化学生态学涉及的生物活性物质,已经成为生物农药开发的目标。生物农药的应用将减少或替代化学农药的应用,减缓病虫抗药性,保护病虫害的天敌资源,从而保护生态环境和保证自然资源的可持续利用。

参考文献

曹光球,林思祖,吴淑芳,黄世国,俞新妥.何宗明.2002.几个树种枝叶水浸液处理杉木6年后其生物量及分配.西北植物学报,22:894-899.

陈国发,周淑芷,张真,王鸿斌,姚晓富,王孔海.2003.靖远松叶蜂性信息素诱捕器的应用技术.东北林业大学学报,31:16-17.

陈红跃,徐英宝.1995.应用^{32}P对马尾松、黎蒴栲种间关系的研究.林业科学研究,8:7-10.

陈京元,林亲雄,罗治建,宋太伟,王柏泉.2003.松褐天牛林间监测技术的初步研究.华中农业大学学报,22:27-29.

陈龙池,廖利平,汪思龙.2003.香草醛对杉木幼苗养分吸收的影响.植物生态学报,27:41-46.

陈龙池,廖利平,汪思龙,黄志群.2002a.外源毒素对林地土壤养分的影响.生态学杂志,21:19-22.

陈龙池,廖利平,汪思龙,黄志群,肖复明.2002b.香草醛和对羟基苯甲酸对杉木幼苗生理特性的影响.应用生态学报,13:1 291-1 294.

邓兰桂,孔垂华,骆世明.1996.木麻黄小枝提取物的分离鉴定及其对幼苗的化感作用.应用生态学报,7:145-149.

杜玲,曹光球,林思祖,郑燕萍.2003.杉木根际土壤提取物对杉木种子发芽的化感效应.西北植物学报,23:323-327.

黄枢,沈国舫.1993.中国造林技术.北京:中国林业出版社,245.

黄志群,廖利平,汪思龙,刘应迪.2000.杉木根桩和周围土壤酚含量的变化及其化感效应.应用生态学报,11:190-192.

黄志群,林思祖,曹光球.1999.毛竹、苦槠水浸液对杉木种子发芽的效应.福建林学院学报,19:249-252.

孔垂华,胡飞.2001.植物化感(相生相克)作用及其应用.北京:中国农业出版社,17-18,21-22.

林思祖,黄世国,曹光球.1999.杉木自毒作用的研究.应用生态学报,10:661-664.

刘云鹏,夏成润,王四宝,赵学球,蔡守平,李增智,樊美珍,倪健.2005.球孢白僵菌无纺布菌剂与引诱剂联合防治松褐天牛初报.安徽农业大学学报,32:415-418.

马祥庆,刘爱琴,黄宝龙.2000.杉木人工林自毒作用研究.南京林业大学学报,24:12-16.

马越强,廖利平,杨跃军,汪思龙,高洪,陈楚莹,刘更有.1998.香草醛对杉木幼苗生长的影响.应用生态学报,9:128-132.

孙江华,Roques A.,严善春.2000.害虫行为调节与森林害虫管理.世界林业研究,13:24-29.

孙晓玲,高长启,程彬,王文义,周广平,鹿永斌,王斌.2006.应用信息素监测云杉八齿小蠹的扬飞规律.东北林业大学学报,34:7-8.

王爱萍,林思祖,杜玲,郑燕萍,曹光球.2003.马尾松根生化物质对杉木种子的化感效应.福建林学院学报,23:253-256.

王鸿斌,张真,孔祥波,沈佐锐,金幼菊.2005.油松萜烯类挥发物释放规律与红脂大小蠹危害关系研究.北京林业大学学报,27:75-80.

韦国栋,戌念杭,叶恭银,高其康.2005.寄主识别利他素诱导野蚕黑卵蜂寄生马尾松毛虫的研究.浙江农业学报,17:69-73.

杨立学.2006a.落叶松水浸液对胡桃楸种子萌发和幼苗生长的影响.应用生态学报,17:1 145-

1 147.

杨立学. 2006b. 落叶松水提物对胡桃楸化感作用的生物测定. 东北林业大学学报,34:15-17.

于宝生,刘宏伟,聂丹丹,孙林龙,宋清霞,刘智孝. 2006. 性信息素防治白杨透翅蛾的原理及取得成功原因研究. 黑龙江环境通报,30:72-73.

翟明普,贾黎明. 1993. 森林植物间的他感作用. 北京林业大学学报,15:138-144.

张爱兵,陈建,王正军,李典谟,田洁. 2001a. BP 网络模型和 LOGIT 模型在森林害虫测报上的应用初报——以安徽省潜山县马尾松毛虫为例. 生态学报,21:2 159-2 165.

张爱兵,谭声江,高伟,李典谟,涂金波,汪赟,郝强,程兰生,陈立明. 2001b. 应用性外激素监测马尾松毛虫发生数量的初步研究. 昆虫知识,38:211-214.

张龙贵. 1995. 死活相克原理与“菌根遗毒”假说——初解杉木连载引起地力衰退之谜. 浙江林业科技,15:37-41.

张咏洁,张培毅,刘君,金幼菊,张真. 2008. 红脂大小蠹及被害油松挥发物对捕食性天敌寄主选择行为的影响. 林业科学研究,22:258-261.

赵博光,杨秀莲,柯立明. 1996. 性信息素加病毒诱芯技术的风洞试验. 林业科学,32:182-187.

Allen D. C. ,Abrhamson L. P. ,Eggen D. A. ,Lanier G. N. ,Swier S. R. ,Kelley R. S. ,Auger M. 1986. Monitoring spruce budworm(Lapidoptera:Tortricidae) populations with pheromone-baited traps. *Environmental Entomology*,15:152-165.

Allika. U. M. 2000. Challenges and opportunites in allelopathy research: a brief overview. *Journal of Chemical Ecology*,26:2 007-2 009.

Allison J. D. ,Borden J. H. ,Seybold S. J. 2004. A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology*,14:123-150.

Anderbrant O. ,Löfqvist J. ,Högberg H. E. ,Hedenström E. ,Badassari N. ,Baronio P. ,Kolmakova G. , Lyons B. ,Naito T. ,Odinokov V. ,Simandl J. ,Supatashvili A. ,Tai A. ,Tourianov R. 2000. Geographic variation in the field response of male European pine sawflies,*Neodiprion sertifer*,to different pheromone stereoisomers and esters. *Entomologia Experimentalis et Applicata*,95:229-239.

Arshad M. ,Frankenberger J. W. T. 1998. Plant growth substances in the rhizosphere:microbial production and functions. *Advanced Agronome*,62:45-51.

Aukema B. H. ,Dahlsten D. L. ,Raffa K. F. 2000. Improved population monitoring of bark beetles and predators by incorporating disparate behavioral responses to semiochemicals. *Environmental Entomology*,29:618-629.

Barbehenn R. V. ,Jaros A. ,Yip L. ,Angelos L. T. ,Kanellis A. K. ,Constabel C. P. 2008. Evaluating ascorbate oxidase as a plant defense against leaf-chewing insects using transgenic poplar. *Journal of Chemical Ecology*,34:1 331-1 340.

Barritt A. R. ,Facelli J. M. 2001. Effects of *Casuarina pauper* litter and grove soil on emergence and growth of understorey species in arid lands of south Australia. *Journal of Arid Environments*,49:569-579.

Barto K. ,Enright S. ,Eyles A. ,Wallis C. ,Chorbadjian R. ,Hansen R. ,Herms D. A. ,Bonello P. ,Cipollini D. 2008. Effects of fertilization and fungal and insect attack on systemic protein defenses of Austrian pine. *Journal of Chemical Ecology*,34:1 392-1 400.

Bender C. L. ,Rangaswamy V. ,Loper J. 1999. Polyketide production by plant associated pseudomonads. *Phytopathology*,37:175-196.

Borden J. H. 1982. Aggregation pheromones//Mitton J. B. ,Sturgeon K. B. *Bark Beetles in North American Connifers—a System for the Study of Evolutionary Biology*. Austin:Universitv of Texas Press,74-439.

Borden J. H. ,Chong L. J. ,Earle T. J. ,Huber D. P. W. 2003. Protection of logepole pine from attack by the mountain pine beetle *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytide) using high dose of verbenone in combination with nonhost bark volatiles. *The Forestry Chronicle*,79:685-691.

Borden J. H. ,Wilson I. M. ,Gries R. ,Chong L. J. ,Pierce H. D. J. ,Gries G. 1998. Volatiles from the bark of trembling aspen,*Populus tremuloides* Michx. (Salicaceae) disrupt secondary attraction by the mountain pine beetle *Dendroctonus ponderosae* Hopkins(Coleoptera:Scolytide). *Chemoecology*,8:69-75.

Branco M. ,Lettere M. ,Franco J. C. ,Binazzi A. ,Jactel H. 2006. Kairomonal response of predators to three pine bast scale sex pheromones. *Journal of Chemical Ecology*,32:1 577-1 586.

Brockerhoff E. G. ,Jones D. C. ,Kimberley M. O. 2006. Nation wide survey for invasive wood-boring and bark beetles (Coleoptera) using traps baited with pheromones and kairomones. *Forest Ecology and Management*,228:234-240.

Buchelos C. T. ,Athanassious C. G. ,Papapostolou C. T. ,Georgiou A. 1999. Correlation between the number of a adult male *Pectinophora gossypiella* (Saund.) (Lep. Gelechidae) catches on pheromone traps and the rate of infestation in fruiting bodies of cotton plants by young larvae in three regions of central Greece. *Journal of Applied Entomology*,123:433-436.

Byers J. A. 1996. An encounter rate model of bark beetle populations searching at random for susceptible host trees. *Ecological Modelling*,91:57-66.

Carter M. R. ,Revlin F. M. ,McManus M. L. 1992. Effect of defoliation on phenology and capture of male moths in pheromone-baited traps. *Environmental Entomology*,21:1 308-1 318.

Chou C. H. 1999. Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture. *Plant Science*, 18:609-636.

Creighton J. C. ,Bastarache R. ,Lomolino M. V. ,Belk M. C. 2009. Effect of forest removal on the abundance of the endangered American burying beetle,*Nicrophorus americanus* (Coleoptera:Silphidae). *Journal of Insect and Conservation*,13:319-327.

Dahlsten D. L. ,Six D. L. ,Rowney D. L. 2004. Attraction of *Ips pini* (Coleoptera: Scolytinae) and its predators to natural attractants and synthetic semiochemicals in northern California: implications for population monitoring. *Environmental Entomology*,33:1 554-1 561.

Di Stefano J. F. ,Fisher R. F. 1983. Invasion potential of *Melaleuca quinquenervia* in southern Florida, U. S. A. . *Forest Ecology and Management*,7:133-141.

Dolling A. H. U. 1996. Interference of bracken(*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scats pine(*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce(*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment. *Forest Ecology and Management*,88:227-235.

Dolling A. ,Zackrisson O. ,Nilsson M. C. 1994. Seasonal variation in phytotoxicity of bracken(*Pteridum aquikinum* L. Kuhn). *Journal of Chemical Ecology*,20:3 163-3 172.

Donaldson J. R. ,Stevens M. T. ,Barnhill H. R. ,Lindroth R. L. 2006. Age-related shifts in leaf chemistry of clonal aspen(*Populus tremuloides*). *Journal of Chemical Ecology*,32:1 415-1 429.

Dormont L. ,Roquest A. ,Malosse C. 1998. Cone and foliage volatiles emitted by *Pinus cembra* and

some related conifer species. *Phytochemistry*,49:1 269-1 277.

Erbilgin N. ,Gillette N. E. ,Mori S. R. ,Stein J. D. ,Owen D. R. and Wood D. L. 2007. Acetophenone as an anti-attractant for the western pine beetle,*Dendroctonus brevicomis* LeConte(Coleoptera:Scolytidae). *Journal of Chemical Ecology*,33:817-823.

Eriksson C. ,Mansson P. E. ,Sjodin K. ,Schlyter F. 2008. Antifeedants and feeding stimulants in bark extracts of ten woody non-host species of the pine weevil, *Hylobius abietis*. *Journal of Chemical Ecology*,34:1 290-1 297.

Esteban J. ,Beitia F. ,Jimenez A. ,Descoins C. ,Gimeno F. ,Balduque R. 1994. Detection and population evaluation of the European sunflower moth,*Homeosoma nebulellum*(Den. and Schiff.),in Zaragoza and Huesca(Spain),using synthetic sexual pheromones. *Investigacion Agraria Production Proteccion Vegetales*,2(Suppl.):137-143.

Evenden M. L. ,Borden J. H. ,Van Sickle G. A. 1995. Predictive capabilities of a pheromone-based monitoring system for western homlock looper(Lepidoptera:Geometridae). *Environmental Entomology*, 24:933-943.

Fernandez C. ,Lelong B. ,Vila B. ,Mevy J. ,Robles C. ,Greff S. ,Dupouyet S. ,Bousquet-Melou A. 2006. Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession:an experimental approach. *Chemoecology*,16:97-105.

Fernandez C. ,Voiriot S. ,Mevy J. O. ,Vila B. ,Ormeno E. ,Dupouyet S. ,Melou A. B. 2008. Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill. :the role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. *Forest Ecology and Management*,255:2 928-2 936.

Fettig C. J. ,McKelvey S. R. ,Dabney C. P. ,Borys R. R. ,Huber D. P. W. 2009. Response of *Dendroctonus brevicomis* to different release rates of nonhost angiosperm volatiles and verbenone in trapping and tree protection studies. *Journal of Applied Entomology*,133:143-154.

Fitzgerald T. D. 2008. Use of pheromone mimic to cause the disintegration and collapse of colonies of tent caterpillars(*Malacosoma* spp.). *Journal of Applied Entomology*,132:451-460.

Franceschi V. R. ,Krekling T. ,Berryman A. A. ,Christiansen E. 1998. Specialized phloem parenchyma cells in Norway spruce(Pinaceae) bark are an important site of defense reactions. *American Journal of Botany*,85:601-615.

Gallet C. 1994. Allelopathic potential in bilberry-spruce forests:influence of phenolic compounds on spruce seedling. *Journal of Chemical Ecology*,20:1 009-1 024.

Gallet C. ,Pellissier F. 1997. Phenolic compounds in natural solutions of a coniferous forest. *Journal of Chemical Ecology*,23:2 401-2 412.

Gillette N. E. ,Stein J. D. ,Owen D. R. ,Webste J. N. ,Fiddler G. O. ,Mori S. R. ,Wood D. L. 2006. Verbenone-releasing flakes protect individual *Pinus contorta* trees from attack by *Dendroctonus ponderosae* and *Dendroctonus valens*(Coleoptera:Curculionidae,Scolytinae). *Agricultural and Forest Entomology*,8:243-251.

Glick B. R. ,Shah S. ,Li J. ,Penrose D. M. ,Moffat B. A. 1998. Isolation and characterization of ACC deaminase genes from two plant-growth promoting rhizobacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 44:833-843.

Glickman E. ,Gardan L. ,Jaquet S. ,Hussain S. ,Elasri M. ,Petit A. ,Dessaux Y. 1998. Auxin production is a common feature of most pathovars of pseudomonas syringae. *Moecularl Plant-microbe*

Interactions, 11 : 156-162.

Grimbacher P. S. , Catterall C. P. , Kanowski J. , Proctor H. C. 2007. Responses of ground-active beetle assemblages to diffierent styles of reforestation on cleared rainforest land. *Biodiversity and Conservation*, 16 : 2 167-2 184.

Guerrero A. , Feixas J. , Pajares J. , Wadhams L. J. Pickett J. A. , Woodcock C. M. 1997. Semiochemically induced inhibition of behaviour of *Tomicus destruens* (Woll) (Coleoptera : Scolytidae) . *Naturwissenschaften*, 84 : 155-157.

Guerrero P. C. , Bustamante R. O. 2007. Can native tree species regenerate in *Pinus radiata* plantations in Chile? Evidence from field and laboratory experiments. *Forest Ecology and Management*, 253 : 97-102.

Hanks L. M. , Millar J. G. , Paine T. D. 1996. Body size influences mating success of the *Eucalyptus* longhorned borer(Coleoptera : Cerambycidae) . *Journal of Insect Behavior*, 9 : 369-382.

Heijari J. , Nerg A. M. , Kainulainen P. , Noldt U. , Levula T. , Raitio H. , Holopainen J. K. 2008. Effect of long-term forest fertilization on Scots pine xylem quality and wood borerperformance. *Journal of Chemical Ecology*, 34 : 26-31.

Herz A. , Heitland W. , Anderbrant O. , Edlund H. , Hedenström E. 2000. First use of pheromones to detect phenology patterns and density relationships of pine sawflies in German forests. *Agricultural and Forest Entomology*, 2 : 123-129.

Houseweart M. W. , Jennings D. T. , Sanders C. J. 1981. Variable associated with pheromone traps for monitoring spruce budworm population(Lepidoptera : Tortricidae) . *Canadian Entomologist*, 114 : 461-453.

Huang Z. Q. , Liao L. P. , Wang S. L. 2000. Allelopathy of phenolics from decomposing stump roots in replant Chinese fir woodland. *Journal of Chemical Ecology*, 26 : 2 211-2 219.

Huang Z. Q. , Terry H. , Wang S. L. 2002. Autotoxicity of Chinese fir on seed germination and seedling growth. *Allelopathy Journal*, 9 : 187-193.

Huber D. P. W. , Borden J. J. H. 2001. Protection of lodgepole pines from mass attack by mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*, with nonhost angiosperm volatiles and verbenone. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99 : 131-141.

Jactel H. , Van Halder I. , Menassieu P. , Zhang Q. H. , Schlyter F. 2001. Non-host volatiles disrupt the response of the stenographer bark beetle *Ips sexdentatus*(Coleoptera : Scolytidae) to pheromone baited traps and maritime pine log. *Integrated Pest Management Reviews*, 6 : 197-207.

Johansson B. G. , Anderbrant O. , Sierpinski A. 2002. Multispecies trapping of six pests of Scots pine in Sweden and Poland. *Journal of Applied Entomology*, 126 : 212-216.

Johnson M. A. , Croteau R. 1987. Biochemistry of conifer resistance to bark beetles and their fungal symbionts. *American Chemical Society Symposium Series*, 325 : 76-92.

Kalinová B. , Svatoš A. , Kindl J. , Hovorka O. , Hrdý I. , KuldováJ. , Hoskovec M. 2003. Sex pheromone of horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* and its use in a pheromone-based monitoring system. *Journal of Chemical Ecology*, 29 : 387-404.

Keeling C. I. , Bohlmann J. 2006. Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. *New Phytologist*. 170 : 657-675.

Kessler A. , Baldwin I. T. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in na-

ture. *Science*,291:2 141-2 144.

Kindl J. ,Kalinová B. ,Freise J. ,Heitland W. ,Augustin S. ,Sylvain G. S,Avtzis N. ,Svatoš A. 2002. Monitoring the population dynamics of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella* with a synthetic pheromone in Europe. *Plant Protection Science*,38:131-138.

Kong C. H. ,Chen L. C. ,Xu X. H. ,Wang P. ,Wang S. L. 2008. Allelochemicals and activities in replanted Chinese fir(*Cunninghamia lanceolata*(Lamb.) Hook.) tree ecosystem. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,56:11 734-11 739.

Krokene P. ,Christiansen E. ,Solheim H. ,Franceschi V. R. ,Berryman A. A. 1999. Induced resistance to pathogenic fungi in Norway spruce. *Plant Physiology*,121:565-570.

Lanne B. S. ,Schlyter F. ,Byers J. A. ,Löfqvist J. ,Leufvé A. ,Bergström G. ,Van Der Pers J. N. C. , Unelius R. ,Baeckström P. ,Norin T. 1987. Differences in attraction to semiochemicals present in sympatric pine shoot beetles, *Tomicus minor* and *T. piniperda*. *Journal of Chemical Ecology*, 13: 1 045-1 067.

Lieutier F. 2002. Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies//Wagner M. R. ,Clancy K. M. ,Lieutier F. ,Paine T. D. *Mechanisms and Deployment of Resistance in Trees to Insects*. Springer Netherlands,31-77.

Lindgren B. S. ,Borden J. H. 1993. Displacement and aggregation of mountain pine beetle,*Dendroctonus ponderosae*(Coleoptera: Scolytidae), in response to their antiaggregation and aggregation pheromones. *Canadian Journal of Forest Research*,23:286-290.

Lodhi M. A. K. 1975. Allelopathic effects of hackberry in a bottomland forest community. *Journal of Chemical Ecology*,1:171-182.

Macías-Sámano J. E. ,Borden J. H. ,Gries R. ,Pierce H. D. J. ,Gries G. ,King G. G. S. 1998. Primary attraction of the fir engraver,*Scolitus ventralis*. *Journal of Chemical Ecology*,24:1 049-1 075.

Mallik A. U. 1987. Allelopathic potential of *Kalmia angustifolia* to black spruce (*Picea mariana*). *Forest Ecology and Management*,20:43-51.

Mallik A. U. , Pellissier F. 2000. Effects of *Vaccinium myrtillus* on spruce regeneration: testing the notion of coevolutionary significance of allelopathy. *Journal of Chemical Ecology*,26:2 197-2 209.

Manninen A. M. , Vourinen M. , Holopainen J. K. 1998. Variation in growth, chemical defense, and herbivore resistance in Scots pine provenances. *Journal of Chemical Ecology*,24:1 315-1 331.

Manter D. K. ,Kelsey R. G. ,Karchesy J. J. 2007. Antimicrobial activity of extractable conifer heartwood compounds toward *Phytophthora ramorum*. *Journal of Chemical Ecology*,33:2 133-2 147.

Marschener P. ,Crowley D. E. 1997. Iron stress and pyoverdin production by a fluorescent pseudomonad in the rhizosphere of white lupin(*Lupinus albus* L.) and barley(*Hordeum vulgare* L.). *Applied Environmental Microbiology*,63:277-281.

Martini A. ,Baldassari,N. ,Baronio P. ,Anderbrant O. ,Hedenström E. ,Högberg H. E. ,Rocchetta G. 2002. Mating disruption of the pine sawfly *Neodiprion sertifer*(Hymenoptera: Diprionidae) in isolated pine stands. *Agricultural and Forest Entomology*,4:195-201.

McCravy K. W. ,Nowak J. T. ,Douce G. K. ,Berisford C. W. 2000. Evaluation of multiple-funnel and slot traps for collection of pine bark beetles and predators. *Journal of Entomology Science*,35:77-82.

Milligan R. H. ,Ytsma G. 1988. Pheromone dissemination by male *Platypus apicalis* White and *Platypus gracilis* Broun(Coleoptera: Platypodae). *Journal of Applied Entomology*,106:113-118.

Morewood W. D. ,Simmonds K. E. ,Gries R. ,Allison J. D. ,Borden J. H. 2003. Disruption by conophthotin of thc kairomone response of sawyer beetles to bark beetle pheromones. *Journal of Chemical Ecology*,29:2 115-2 129.

Nagy N. E. ,Franceschi V. R. ,Solheim H. 2000. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce(Pinaceae) : anatomy and cytochemical traits. *American Journal of Botany*, 87:302-313.

Nasir H. ,lqbal Z. ,Hiradate S. ,Fujii Y. 2005. Allelopathic potential of *Robinia pseudoacacia* L. *Journal of chemical ecology*,231:2 179-2 192.

Nobry R. J. , Kozlowsk T. T. 1980. Allelopathic potential of ground cover species on *Pinus resinosa* seedlings. *Plant and Soil*,57:363-374.

Ockels F. S. ,Eyles A. ,McPherson B. A. ,Wood D. L. ,Bonello P. 2007. Phenolic chemistry of coast live oak response to *Phytophthora ramorum* infection. *Journal of Chemical Ecology*,33:1 721-1 732.

Orr S. P. ,Rudgers J. A. ,Clay K. 2005. Invasive plants can inhibit native tree seedlings:testing potential allelopathic mechanisms. *Plant Ecology*,181:153-165.

Paine T. D. ,Raffa K. F. ,Harrington T. C. 1997. Interactions among scolytid bark beetles,their associated fungi,and live host conifers. *Annual Review of Entomology*,42:179-206.

Patrick C. T. ,Andrew M. ,Liebhold E. ,Anderson R. 2007. Comparison of methods for estimating the spread of a non-indigenous species. *Journal of Biogeography*,34:305-312.

Pellissier F. ,Souto X. C. 1999. Allelopathy in northern temperate and boreal semi-natural woodland. *Plant Sciences*,18:637-652.

Phillips M. A. ,Croteau R. B. 1999. Resin-based defenses in conifers. *Trends in Plant Science*,4:184-190.

Plasman V. ,Plehiers M. ,Braekman J. C. ,Daloze D. ,de Biseau J. C. ,Pasteels J. M. 2001. Chemical defense in *Platyphora kollari* baly and *Leptinotarsa behrensi* Harold (Coleoptera: Chrysomelidae): hypotheses on the origin and evolution of leaf beetles toxins. *Chemoecology*,11:107-112.

Raffa K. F. ,Berryman A. A. 1983. The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles(Coleoptera:Scolytidae). *Ecological Monographs*,53:27-49.

Rapley L. P. ,Allen G. R. ,Potts B. M. ,Davies N. W. 2008. Constitutive or induced defences—how does *Eucalyptus globulus* defend itself from larval feeding? *Chemoecology*,17:235-243.

Rappaport N. G. ,Owen D. R. ,Stein J. D. 2001. Interruption of semiochemical-mediated attraction of dendroctonus valens(Coleoptera: Scolytidae) and selected nontarget insects by verbenone. *Environmental Entomology*,30:837-841.

Rose D. ,Leather S. R. ,Matthews G. A. 2005. Recognition and avoidance of insecticide-treated Scots Pine(*Pinus sylvestris*) by *Hylobius abietis* (Coleoptera:Curculionidae) :implications for pest management strategies. *Agricultural and Forest Entomology*,7:187-191.

Ruel J. J. ,Ayres M. P. ,Lorio P. L. 1998. Loblolly pine responds to mechanical wounding with increased resin flow. *Canadian Journal of Forest Research*,28:596-602.

Ruuhola T. ,Salminen J. P. ,Haviola S. ,Yang S. ,Rantala M. J. 2007. Immunological memory of mountain birches:effects of phenolics on performance of the autumnal moth depend on herbivory history of trees. *Journal of Chemical Ecology*,33:1 160-1 176.

Salmon S. ,Frizzera L. ,Camaret S. 2008. Linking forest dynamics to richness and assemblage of soil

zoological groups and to soil mineralization processes. *Forest Ecology and Management*,256:1 612-1 623.

Sanders C. J. 1988. Monitoring spruce budworm population density with sex pheromone traps. *Canadian Entomologist*,120:175-183.

Schlyter F. ,Anderbrant O. 1993. Competition and niche separation between two bark beetles:existence and mechanisms. *Oikos*,68:437-447.

Schlyter F. ,Birgersson C. 1999. Forest beetles//Hardic R. J. ,Minks A. *Pheromones of Non-Lepidopteran Insects Associated with Agricultural Plants*. CAB International,Wallingford,UK,113-148.

SchlyterF. ,Zhang Q. H. ,Liu G. T. ,Ji L. Z. 2001. A successful case of pheromone mass trapping of the bark beetle *Ips duplicatus* in a forest island, analysed by 20-year time-series data. *Integrated Pest Management Reviews*,6:185-196.

Seybold S. J. ,Huber D. P. W. ,Lee J. C. ,Graves A. D. ,Bohlmann J. 2006. Pine monoterpenes and pine bark beetles:a marriage of convenience for defense and chemical communication. *Phtochemistry Review*,5:143-178.

Shea P. J. ,Neustein M. 1995. Protection of a rare stand of torrey pine from *Ips paraconfusus*,application of semiochemicals for management of bark beetle infestations//Salom S. M. ,Hobson K. R. *Proceedings of an Informal Conference USDA*,*Forest Service*,123-456.

Shepherd R. F. ,Gray T. G. ,Chorney R. J. ,Daterman G. E. 1985. Pest management of douglass-fir tussock moth,*Orgyia pseudotsugata*(Lepidoptera:Lymantriidae):monitoring endemic populations with pheromone traps to detect incipient outbreaks. *Canadian Entomologist*,117:839-848.

Souto X. C. ,Chiapusio G. ,Pellissier F. 2000. Relationship between phenolics and soil microorganisms in spruce forests:significance for natural regeneration. *Journal of Chemical Ecology*,26:2 025-2 034.

Sturz A. V. ,Christie B. R. 2003. Beneficial microbial allelopathies in the root zone:the management of soil quality and plant disease with rhizobacteria. *Soil Tillage Research*,72:107-123.

Sun J. H. ,Miao Z. W. ,Zhang Z. ,Zhang Z. N. ,Gillette N. E. 2004. Red turpentine beetle,*Dendroctonus valens LeConte*(Coleoptera:Scolytidae),response to host semiochemicals in China. *Environmental Entomology*,33:206-212.

Sun J. H. ,Gillette N. E. ,Miao Z. W. ,Kang,L. ,Zhang Z. N. ,Owen D. R. ,Stein J. D. 2003. Verbenone inhibits attraction to host volatiles and reduces attack by *Dendroctonus valens* LeConte(Coleoptera:Scolytidae)on *Pinus tabuliformis* in China. *Canadian Entomologist*,135:721-732.

Svatoš A. ,Kalinová B. ,Hrdý I. 2009. *Cameraria ohridella*:10 years of sex pheromone and kairomone research. *Journal of Applied Entomology*,133:319-327.

Sweeney J. D. ,McLean J. A. ,Shepherd R. F. 1990. Factors affecting catch in pheromone traps for monitoring the western spruce budworm,*Choristoneura occidentalis* Freeman. *Canadian Entomologist*,122:1 119-1 130.

Tcheslavskaia K. ,Brewster C. ,Thorpe K. ,Sharov A. ,Leonard D. ,Roberts A. 2005. Effects of intentional gaps in spray coverage on the efficacy of gypsy moth mating disruption. *Journal of Applied Entomology*,129:475-480.

Thorpe K. W. ,van der Pers J. ,Leonard D. S. ,Sellers P. ,Mastro V. C. ,Webb R. E. ,Reardon R. C. 2007. Electroantennogram measurements of atmospheric pheromone concentration after aerial and ground application of gypsy moth mating disruptants. *Journal of Applied Entomology*,131:146-152.

Thorpe K. W. , Mastro V. C. , Leonard D. S. , Leonhardt B. A. , McLane W. , Reardon R. C. , Talley S. E. 1999. Comparative efficacy of two controlled-release gypsy moth mating disruption formulations. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 90 : 267-277.

Thorpe K. W. , Ridgway R. L. , Leonhardt B. A. 1993. Relationship between gypsy moth (Lepidoptera : Lymantriidae) pheromone trap catch and population density : comparision of traps baited with 1 and 500 μg(+) -disparlure lures. *Journal of Economical Entomology*, 86 : 86-92.

Trapp S. C. , Croteau R. B. 2001. Genomic organization of plant terpene synthases and molecular evolutionary implications. *Genetics*, 158 : 811-832.

Triponez Y. , Naisbit R. E. , Jean-Denis J. B. , Rahier M. , Alvarez N. 2007. Genetic and environmental sources of variation in the autogenous chemical defense of a leaf beetle. *Journal of Chemical Ecology*, 33 : 2 025-2 027.

Trudel R. C. G. , Grant G. G. 2006. Potential for mating disruption to reduce cone damage by the spruce seed moth, *Cydia strobilella*, in spruce seed orchards. *Journal of Applied Entomology*, 130 : 245-250.

Unelius C. R. , Nordlander G. , Nordenhem H. , Hellqvist C. , Legrand S. , Borg-Karlson A. 2006. Structure-activity relationships of benzoic acid derivatives as antifeedants for the pine weevil, *Hylobius abietis*. *Journal of Chemical Ecology*, 32 : 2 191-2 203.

Vandermast D. B. , Van Lear D. H. , Clinton B. D. 2002. American chestnut as an allelopath in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management*, 65 : 173-181.

Vicari M. , Bazely D. R. 1993. Do grasses fight back the case for antiherbivore defences. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 137-141.

Vite J. P. , Williamson D. L. 1970. Thanasimus dubius : prey perception. *Insect Physiology*, 16 : 233-239.

Wilson L. M. , Borden J. H. , Gries R. , Gries G. 1996. Green leaf volatiles as antiaggregants for the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera : Scolytidae) . *Journal of Chemical Ecology*, 22 : 1 861-1 875.

Yang L. X. 2005. Effect of water extracts of larch on growth of Marchurian walnut seedlings. *Journal of Forestry Research*, 16 : 285-288.

Yang L. X. , Yan X. F. , Kong C. H. 2007. Allelopathic potential and chemical components of root exudates from larch (*Larix gmelini*) on Manchurian walnut (*Juglans mandshurica*) . *Allelopathy Journal*, 20 : 127-134.

Zeng R. S. , Mallik A. U. 2006. Selected ectomycorrhizal fungi of black spruce (*Picea mariana*) can detoxify phenolic compounds of *Kalmia angustifolia*. *Journal of Chemical Ecology*, 32 : 1 473-1 489.

Zhang Q. H. , Erbilgin N. , Seybold S. J. 2008. GC-EAD responses to semiochemicals by eight beetles in the subcortical community associated with Monterey pine trees in coastal California : similarities and disparities across three trophic levels. *Chemoecology*, 18 : 243-254.

Zhang Q. S. 1997. Effects of soil extracts from repeated plantation woodland of Chinese-fir on microbial activities and soil nitrogen mineralization dynamics. *Plant and Soil*, 191 : 205-212.

Zhang Z. , Wang H. , Chen G. , Anderbrant O. , Zhang Y. , Zhou S. , Hedenström R. , Högberg H. E. 2005. Sex pheromone for monitoring flight periods and population densities of the pine sawfly, *Diprion jingyuanensis* Xiao et Zhang (Hym. , Diprionidae) . *Journal of Applied Entomology*, 129 : 368-374.

Zhang, Q. H. 2001. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by

conifer bark beetles. PhD. Thesis (Agraria 264). Swedish University of Agricultural Sciences. Alnarp, Sweden.

Zhao L. L., Wei W., Kang L., Sun J. H. 2007. Chemotaxis of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, to volatiles associated with host pine, *Pinus massoniana*, and its vector *Monochamus alternatus*. *Journal of Chemical Ecology*, 33: 1 207-1 216.

第21章

水生生态系统化学生态学

李锋民[1]

摘　　要

水生生态系统是地球表面各类水域生态系统的总称，主要包括淡水生态系统和海洋生态系统。淡水生态系统中植物与其他生物之间通过营养、空间和光照等生存要素的竞争互相影响、互相依存，而化学作用也是生物之间相互影响的重要途径之一。大型植物之间、大型植物与藻类之间、大型植物与微生物之间都广泛存在着化感作用。虽然对海洋生态系统化学生态学的相关研究比陆生生态系统的化学生态学的研究较晚，但是由于海洋是地球上最大的生态系统，其地位特殊，因此海洋化学生态学的研究具有重要意义。海洋低等无脊椎动物(珊瑚、海绵等)产生的次生代谢产物是其抗捕食、抗病原体、抗菌和抗海洋微生物附着的主要手段，也是其在缺乏物理防御能力的条件下能存活的主要竞争优势。水生生态系统中生物化学作用关系的阐明，不仅丰富完善化学生态学内容，而且在环境保护、水产养殖和旅游开发等领域都有重要应用价值。

① 中国海洋大学环境科学与工程学院，青岛 266100；E-mail：lfm01@ouc.edu.cn

前言

水生生态系统是地球表面各类水域生态系统的总称，按水的盐分高低可分为淡水生态系统和海洋生态系统，淡水生态系统依据水的流动性又可分为静水生态系统（如湖泊、池塘和水库）和流水生态系统（如江河、溪流、沟渠等）。水生生态系统中栖息着自养生物（藻类、水草等）、异养生物（各种无脊椎和脊椎动物）和分解者生物（各种微生物）群落。各种生物群落及其与水环境之间相互作用，维持着特定的物质循环与能量流动，构成了完整的生态单元。淡水生态系统中的水生植物根据生活型可分为挺水植物、浮叶植物、漂浮植物、沉水植物和浮游植物（主要是藻类），而海洋生态系统中的植物主要是大型藻类（如海带、浒苔）和浮游藻类。这些水生植物在面对空间、光照或营养的资源竞争时，往往释放影响周围竞争者生长的活性物质，以抵抗适应竞争者。

水生生态系统是人类赖以生存的重要环境条件之一，其不仅为人类提供最重要的资源——水，而且还为人类提供食物、药材、工业原料等水产品。然而，随着人类活动的加剧，越来越多的污染物被排放到水体环境中，造成水体（主要是河流、湖泊和近海）发生富营养化。富营养化水体会导致藻类爆发性生长，在淡水中形成水华，而海水中常称为赤潮。这些藻类死亡后能耗尽水体中的溶解氧，使水生动物窒息而死，给水产养殖带来损失。同时微囊藻属的铜绿微囊藻（*Microcystis aeruginosa*）等一些藻类还能产生藻毒素，藻毒素使各种鱼类、水鸟、家禽及牲畜等中毒甚至死亡，不但破坏生态环境，还对水产养殖业造成重大的经济损失。更为严重的是，这些毒素会富集于贝类或鱼类中通过食物链传递和富集，或直接存在于饮用水源及娱乐用水中威胁人类的健康。因此如何有效控制藻类是环境领域重要的课题之一。

海洋化学生态学是化学生态学的一个主要分支和热点研究方向，虽然对海洋生态系统化学生态学的研究比陆生生态系统晚，但是海洋生态系统的化学生态学的研究同样具有不容忽视的意义。这是因为，在海洋生态系统漫长的进化过程中，海洋生物之间简单地依靠物理防御来进行竞争是有限的，所以在长期的激烈竞争环境中，海洋生物已经形成了比较独特且多样的环境适应竞争机制（徐年军和严小军，2006），其中海洋生物体通过次生代谢物为主的化学防御体系是重要的方面。从另一角度来讲，这些次生代谢物正是海洋药物的重要来源。海绵、软珊瑚、海鞘类、海藻、海洋细菌和其他深海或远洋生物体等海洋生物可以产生萜烯类、生物碱、多酚类等次生代谢产物（Hay，1996）。但总体而言，针对海洋次生代谢物生态功能的研究相对较少，目前的研究仅仅描述了某些次生代谢物具有抵御竞争者、附生生物和病原体的能力。Titlyanov 等（2007）发现两种深海藻类（*Lyngbya bouillonii*，*Dictyta dichotoma*）和珊瑚虫（*Porites lutea*）之间通过次生代谢物质相互抑制，这两种藻类通过分泌化学物质来干扰珊瑚虫的生长，甚至导致其死亡。而阚振荣等（2006）通过对多种细菌和真菌抑藻效果的比较，发现受试的所有细菌均未表现

出明显的抑藻效果,而丝状真菌中的毛霉和曲霉能够显著地抑制藻类的生长。可见,海洋生物体通过次生代谢物为媒介的化学防御体系是海洋化学生态学研究的重点之一。

一、海洋动物的化学防御

1. 海洋动物的抗捕食性

珊瑚是海洋中一种常见的海洋低等无脊椎动物,由于其自身较为独特的形态特征,使其缺乏物理防御手段,极易受到捕食或病原微生物的感染。它们能够在残酷的海洋竞争环境中安然生存,正是依靠其自身的化学防御手段,如软珊瑚和柳珊瑚这两种缺少外骨骼保护的珊瑚附着在礁石或海床上生长,当它们遇到捕食者时通常不能快速地移动逃跑,而是主要依靠其自身产生的次生代谢物的毒性和抗捕食作用共同构成了它们对鱼类等捕食者的化学防御策略(王长云等,2008)。

许多研究者都发现软珊瑚和柳珊瑚的提取物具有不同程度的抗捕食活性(Kelman *et al.*,1999;Koh *et al.*,2000)。图 21.1 列出的就是部分从珊瑚中分离出来的具有抗捕食活性的次生代谢物质(Wang *et al.*,2008)。有关软珊瑚和柳珊瑚次生代谢物质分离的研究表明,二萜类、倍半萜类和甾醇类等化合物是使软珊瑚和柳珊瑚表现出抗捕食作用的主要化合物类型,但是它们的作用机制还有待于进一步研究(Epifanio *et al.*,2007)。与珊瑚类似,许多海绵也是利用自身及其共附微生物产生的次生代谢物来保障自己的生存,已有研究从海绵中分离出能够抵抗鱼类捕食的次生代谢物质(Wilson *et al.*,1999;Assmann *et al.*,2001a;2001b)。

2. 海洋动物的抗菌性和抗附着性

海洋动物不仅可以分泌次生代谢物质来抵御更高级的消费者对它们的捕食,同时它们还与其附生微生物进行残酷的食物和空间的竞争,而这些海洋动物产生的次生代谢物质通常具有较强的抗菌活性和对海洋微生物的抗附着作用。Koh(1997)从 100 种礁石珊瑚中筛选出 8 种具有抗菌活性的珊瑚,这 8 种珊瑚的提取物均能抑制海洋细菌的生长,且它们的表面细菌的数量相对来说较少。从软珊瑚和柳珊瑚中分离出的具有抗附着活性的次生代谢物质(图 21.2)主要是萜类及其衍生物(Wang *et al.*,2008)。

海绵由于自身的形态特征,使其体表和体内都生存着大量的微生物。这些附生微生物为了自身的生存发展及寄主的健康,会产生抗菌活性物质抑制某些菌的生长。目前从海绵及其共附生微生物中得到的大量抗菌活性物质说明海绵对微生物有相当强的化学防御能力。1996 年,Doshida 等从海绵的共附微生物的代谢产物中分离出了一种能够抑制革兰氏阳性菌的抗菌活性物质。2003 年,Nagai 和 Suzumura等从海绵 *Halichondria japonica* 的附生菌株 *Bacillus cereus* QN03323 的代谢产物中发现两种新的抗生素 YM2266183 和 YM2266184,它们均为硫肽,对葡萄球菌和肠道球菌有抗性(Nagai *et al.*,2003;Suzumura *et al.*,2003)。2004 年,Mitova 等从海绵(*Suberites domuncula*)的细胞培养物中分离到一株菌,从该菌的细胞提取

R_1=O, R_2=CH_2OH
R_1=O, R_2=CH_2OAc
R_1=β-OAc, R_2=CHO

图 21.1　珊瑚和海绵具有的抗捕食活性的次生代谢物质

物中发现两种新的环肽，均对枯草芽孢杆菌有抗性。国内的多家科研机构在这方面的研究也取得了一定成果，中国科学院沈阳应用生态研究所从大连海域的繁茂膜海绵（*Hymeniacidon perleve*）中分离到5株具有抗菌活性的放线菌，它们分别对白色假丝酵母菌、枯草芽孢杆菌、稻瘟霉病菌等有良好的抑制作用（刘丽等，2004a；2004b）。图21.2列举出部分已被分离鉴定的部分具有抗菌活性的次生代谢物质（Wang *et al.*，2008）。

图 21.2　珊瑚和海绵具有抗菌活性的次生代谢物质

海洋动物产生的次生代谢物质不仅可以保护海洋动物免遭其捕食者的捕食，也可以使其表面免受海洋有害细菌的毒害或抵抗病原体在其体表的附着。与海洋动物共生的海洋微生物为了保障自身的安全和宿主的健康，也能够分泌出代谢物质来帮助宿主抵御有害微生物的侵害。由此可见，正是由于海洋次生代谢物而形成的化学防御系统，才使得这些海洋中低等的无脊椎动物在环境复杂、竞争激烈而又漫长的海洋生态系统的长期进化中能够长期生存。不仅如此，海洋动物次生代谢物质的化学防御功能不仅在化学生态学中具有重要的意义，这些海洋动物代谢物同时还体现出在药理研究方面不容忽视的作用，它们体现出了良好的抗肿瘤、抗病毒及杀虫等多方面的活性。因此随着海洋生态系统中化学防御系统的深入研究，也势必促进海洋新药物开发及药理研究。

二、海洋藻类的化感作用

1. 大型海藻与微藻种间的化感作用

海洋环境条件的改变促使海洋浮游生物中某些微小生物(浮游藻类、原生动物或细菌)暴发性繁殖,并高度密集在一起,从而可能引起海水变色,并造成灾害的现象,称为赤潮(张建辉等,2002)。赤潮暴发时往往会引起较为广泛的负面影响。首先,赤潮暴发时,大量的浮游藻类消耗水中的溶解氧,其他海洋生物因溶解氧的缺乏而无法呼吸,最终导致死亡。大量的尸体漂浮在水体表面,并发出恶臭的气味,不仅对周围的环境造成恶劣影响,而且也降低海洋养殖业的生产力。其次,如果赤潮发生在沿海旅游地区,则会大大影响当地的旅游产业,造成一定的经济损失。第三,如果引发赤潮的藻类是那些能够分泌毒素的种类,那么分泌的毒素可以通过食物链传递而对人类的健康乃至生命造成不容忽视的威胁(周名江和于仁成,2007)。所以赤潮灾害的防治已经成为当今海洋学家研究的热点,也是保障沿海地区经济发展、保障人民生命财产安全的重要任务。

目前,国内外提出治理赤潮藻类的方法很多,主要有物理方法、化学方法和生物方法。物理法主要有隔离法、超声波法、活性炭吸附法和气浮法等,但是这些方法一般费用较高,且较难进行大面积应用。化学法主要就是向发生赤潮的水体中直接投加化学药品(如硫酸铜等)杀死赤潮藻类,也可以向发生赤潮的水体中投加黏土或改性黏土,黏土可以吸附藻类,使其凝结并且下沉,以达到治理赤潮的目的(吴萍和俞志明,2007)。向水体中投加化学药品来杀死赤潮藻的方法效果比较明显,且容易操作,但使用的化学药品会在海水中残留,这些残留不仅容易通过食物链最终进入人体,威胁人类的健康,还能够对海洋生态系统造成一定的伤害。生物法主要有微生物抑制、动物捕食法。这类方法的优点是简单易行,但应用范围受限制,仅适于在养殖水域使用。可见,赤潮藻类的控制技术存在其本身固有的缺陷,寻找高效、经济和无二次污染的控制赤潮发生的方法是当前环境领域研究中重要的任务之一。

植物化感作用为赤潮控制提供了一种可能的途径。首先,利用大型海藻的化感作用来控制赤潮是安全的,因为大型海藻来自海洋,它不会因为其自身的投加或其分泌出的化感物质的投加而对其他水生动物的生命造成威胁,另外它也不会引起二次污染问题。其次,利用大型海藻的化感作用来控制赤潮是经济的,通常来说,这些大型海藻的产量是可观的,它既可以为化感物质的分离解决来源问题,又可以解决大型海藻自身的处理问题。这样,利用大型海藻的化感作用来控制赤潮具有广阔的应用前景。

Wang 等发现缘管浒苔、小珊瑚藻和鼠尾藻这 3 种大型海藻能够抑制东海原甲藻的生长,另外他们还对这 3 种大型海藻不同溶剂的提取物的抑藻效果进行实验,发现这 3 种海藻的水和甲醇的提取物能够抑制东海原甲藻的生长(Wang *et al.*, 2007)。Nan 等人发现在共培养体系中,石莼可以抑制赤潮异湾藻、塔玛亚历山大

藻和中肋骨条藻的生长，其中对赤潮异湾藻的抑制率在培养了 12 d 之后能够达到 100%（Nan *et al.*，2008）。一些学者对海洋中的典型大型海藻孔石莼对赤潮藻类的化感作用进行了深入的研究，他们发现孔石莼对塔玛亚历山大藻、赤潮异弯藻、中肋骨条藻、青岛大扁藻、海洋原甲藻等多种典型赤潮藻类均具有较强的抑制作用（南春容等，2004；张培玉等，2006；金秋，2005；Jin *et al.*，2003）。Jeong 等人（2000）发现小珊瑚藻（*Corallina pilulifera*）可以抑制 *Cochlodinium polykrikoides*、*Gymnodinium mikimotoi*、*Heterosigma akashiwo* 和 *Prorocentrum triestinum* 等赤潮藻类的生长。王悠等先后在 2006 年和 2007 年（Wang *et al.* 2007）研究了 2 种大型海藻石莼和江蓠对典型赤潮藻类（东海原甲藻、塔玛亚历山大藻、赤潮异湾藻等）的化感抑制作用，结果显示石莼的鲜组织通过化感作用抑制东海原甲藻和赤潮异湾藻的生长，而且化感作用和营养竞争共同构成了对赤潮异湾藻的生长抑制作用（王悠等，2006；Wang *et al.*，2007）。Wang 等（2007）同时对比了缘管浒苔、小珊瑚藻和鼠尾藻的鲜组织和植物干粉对东海原甲藻生长的化感作用。结果表明，这 3 种大型海藻的鲜组织和植物干粉均能抑制东海原甲藻的生长，且发挥作用的是极性较大的化感物质。

2. 大型海藻的抑藻化感物质

目前多数有关利用化感作用抑制赤潮微藻生长的研究主要集中在现象的描述上，而关于化感物质的分离与鉴定的研究还很鲜见，这一部分的研究工作既是化感作用研究中的重点，同时也是难点。所以目前大型海藻化感作用的研究工作重点主要是化感物质的分离和结构鉴定，金秋等（2005）对孔石莼的化感物质进行了提取、分离和鉴定，发现孔石莼组织中含有多种不饱和脂肪酸，在分离出的物质中，9，12，15－十八碳三烯酸、6，9，12，15－十八碳四烯酸、（5*Z*，8*Z*，11*Z*，12*Z*）－二十碳四烯酸、（5*Z*，11*Z*，14*Z*，17*Z*）－二十碳四烯酸和（5*Z*，8*Z*，11*Z*，14*Z*，17*Z*）－二十碳五烯酸对赤潮异湾藻具有较强的抑制作用，且有效质量浓度在 5 mg/L 以下。康凯（2006）从大型海藻孔石莼乙醇提取物中分离得到 18 种单体化合物，并进一步确定其中的 6 种物质为孔石莼中主要化感物质，对赤潮的生物防治提供了理论基础。Suzuki（1996）从赤潮藻（*Neodilsea yendoana*）中分离鉴定出一种不饱和脂肪酸，这种不饱和脂肪酸能够在质量浓度为 1 mg/L 的条件下抑制绿藻（*Monostroma oxyspermum*）的生长。Alamsjah 等人（2005）从 37 种大型海藻中筛选出具有化感活性的裂片石莼，并对该大型海藻的甲醇提取物进行化感物质分离，得到能够抑制赤潮异湾藻生长的活性物质，并鉴定它们为 hexadeca－4，7，10，13－tetraenoic acid（HDTA），octadeca－6，9，12，15－tetraenoic acid（ODTA）和 α－linolenic acid，均属于多不饱和脂肪酸。

3. 大型海藻化感物质抑制赤潮藻的机制

目前关于化感物质对藻细胞生长的作用机制主要集中在以下几个方面：

（1）对细胞结构的影响

Nagayama（2003）观察到米氏凯伦藻和多环旋沟藻在 150 mg/L 的化感物质粗

提液的作用下,30 min 内有 98% 以上的藻细胞失去运动能力,并且细胞开始变圆、膨胀,最后破裂。作者还指出一旦藻细胞失去了运动性,即使把它们重新培养在正常的培养液中,细胞的运动能力也很难恢复。

(2) 氧化胁迫

化感物质会引起藻细胞内的氧化胁迫,使细胞内活性氧含量升高,就会引起细胞内抗氧化酶活性的变化,一旦细胞内过量的活性氧没有被清除,就会引起细胞的脂质过氧化,最终造成细胞死亡。吴晓辉等(2007)研究了马来眼子菜化感作用对斜生栅藻同工酶的影响。结果表明,藻细胞通过改变抗氧化酶的活性(SOD,CAT 和 POD)和调整同工酶组成来抵抗化感作用带来的活性氧伤害。Li(2005b)发现化感物质能够明显抑制铜绿微囊藻和蛋白核小球藻细胞内 SOD 和 POD 酶活性的变化。

(3) 膜结构的变化

膜结构是赤潮藻原生质体的基本结构,主要包括质膜和内膜系统。赤潮藻细胞内的细胞器,如核糖体、叶绿体、内质网等都具有膜结构。某些化感物质能导致赤潮藻细胞膜结构被氧化,最终导致细胞的死亡。

化感物质能够影响细胞膜的结构、功能和渗透性。Schmitt 等(1999)指出化感物质通过破坏质膜上离子通道而形成孔道,最终引起细胞膜不可逆性的破坏。Li 等(2005b)同时发现化感物质可以引起细胞膜不饱和脂肪酸含量的增加,破坏了膜的完整性,引起细胞内离子的泄漏。另外,杨斌(2007)也提出化感物质可以破坏蛋白质的合成和基因表达,影响植物激素和所需的关键酶类的作用。吴小平等(2006)研究发现水稻发酵液可以降低鱼腥藻和念珠藻的叶绿素 a 的含量,这也可能是由于叶绿体膜结构被破坏引起的。

4. 大型海藻化感物质对典型赤潮藻的作用

不同种类的大型海藻对赤潮藻的抑制作用不同。绿藻门属孔石莼(*Ulva pertusa*)、肠浒苔(*Enteromorpha clathrata*)、红藻门属紫菜(*Porphyra tenera*)和蜈蚣藻(*Grateloupia filicina*)、褐藻门属海带(*Laminaria japonica*)、裙带菜(*Undaria pinnatifida*)、羊栖菜(*Sargassum fusiforme*)、马尾藻(*Sargassum pathen*)8 种大型海藻对中肋骨条藻(*S. costatum*)和短裸甲藻(*Gymnodinium breve*)的化感作用表现出促进作用和抑制作用两种类型,其中蜈蚣藻和裙带菜对中肋骨条藻的生长有促进作用,而肠浒苔和孔石莼表现出抑制作用。肠浒苔和孔石莼对中肋骨条藻的半效应质量浓度 EC_{50}分别为 0.97 g/L 和 1.08 g/L。条浒苔和孔石莼这 2 种大型海藻对短裸甲藻具有化感抑制作用。孔石莼和条浒苔对短裸甲藻的半效应质量浓度分别为 1.45 g/L 和 2.95 g/L(Wang *et al.* ,2008a;2008b)。

从肠浒苔中分离出的乙酸乙酯相对中肋骨条藻的生长具有较强的抑制作用,其 EC_{50}值为 0.08 mg/L,是目前所报道的抑制效果最强的化感物质的粗提组分。利用气相色谱 - 质谱联用(GC - MS)技术初步确认具有化感活性物质包括 9 - 十八炔($C_{18}H_{34}$,占 28.45%)、邻苯二甲酸二异丁酯($C_{16}H_{22}O_4$,占 18.58%)、17 - 烯、

十八醛($C_{18}H_{36}O$,占 11.18%)。从孔石莼中分离出来的乙酸乙酯相对短裸甲藻的生长具有抑制作用,其 EC_{50}值为 2.5 mg/L,表现出了较强的化感抑制活性。对该组分进行 GC - MS 分析,分析结果表明在该分离组分中共含有 10 种物质,其中含量最高的是邻苯二甲酸二异丁酯。对该组分中 10 种物质的抑藻活性研究表明,邻苯二甲酸二丁酯和邻苯二甲酸二异丁酯均对短裸甲藻的生长具有较强的抑制作用,它们的 EC_{50}值分别为 1.1 mg/L 和 3.9 mg/L(田志佳,2009)。

肠浒苔和孔石莼的抑藻化感物质的抑藻机制研究发现,中肋骨条藻在化感物质的作用下,其细胞内 K^+、Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的渗出量、超氧化物歧化酶(SOD)和脂质过氧化产物丙二醛(MDA)的含量均发生显著的变化,尤其是在不同浓度化感物质的作用下,藻细胞内 K^+、Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的渗出量会随着化感物质浓度的增加而增加(田志佳,2009)。这说明化感物质能够破坏细胞膜的完整性,进而抑制藻细胞的生长。

三、淡水生态系统植物的化感作用

在淡水生态系统的浮游生物带、深水带以及沿岸带的光合自养生物中均存在着化感作用。与海洋深水区域相比,淡水沿岸带区域多被不同生态类型的水生被子植物占据,很少有大型藻类生长。淡水中几乎所有的初级生产者都具有化感作用。初级生产者不仅存在于静态水体,还存在于流动水体。

根据不同的栖息地特征和生长类型,水生被子植物可分为挺水植物、浮叶植物(含漂浮植物)和沉水植物三大类。挺水植物很少与附生植物或浮游植物产生竞争。然而,这些大型无性繁殖分散的种群可能与其他挺水植物竞争营养和空间。浮叶植物会对沉水植物和浮游植物产生遮光作用,具根浮叶植物由于其显著的蔓延生长还会产生空间竞争,而沉水植物与包括高等植物和微藻在内的其他初级生产者存在着最强的光照和空间竞争。因此,植物化感作用是多数沉水植物的一种有效的抵御策略。许多浅水富营养化湖泊中经常发生浮游植物统治型和大型植物统治型的突然转换。这些转变受许多非生物和生物因素影响,其中包括大型植物与浮游植物间的化感作用。

1. 大型挺水植物

大型植物之间、大型植物与低等植物之间都存在化感作用,比如芦苇(*Phragmites australis*)和香蒲(*Typha latifolia*)之间(Szczepanska,1987)。灯芯草是一种分布广泛的无性繁殖系被子植物,它具有很强的竞争能力,并具有化感作用活性。其抑藻活性与双氢菲(dihydrophenanthrene)和三氢化芘(tetrahydropyreneaglykones)的存在有关(Della Greca *et al.*,2000;2001)。另外,从灯芯草中还分离得到了苯丙烷甘油酯类的抑藻物质。另一方面,死亡的成熟灯芯草地上组织的浸出液对其幼苗有自毒作用,但这种自毒性是由上述抑藻活性物质还是该种植物中的其他次生代谢产物产生尚待进一步研究阐明。自毒作用在宽叶香蒲中也有报道,宽叶香蒲植物叶片的水提液中的酚类物质能够完全抑制种子的萌发(McNaughton,1968)。与灯芯草类似,从宽叶香蒲中也分离得到了抑藻次生代谢产物(固醇类和脂肪酸

类)。这些快速生长蔓延型植物对其幼苗的自毒作用可能会有利于暂时消除干扰后幼苗的生长和种群的再生。

一般来说,不同大型植物对同一目标植物的化感作用特性不同,例如不同大型植物对铜绿微囊藻的抑制作用强弱有很大区别。同一植物对不同目标植物的化感作用特性也不相同,如芦苇对蛋白核小球藻和铜绿微囊藻的抑制作用能力不同。甚至同一种植物的不同部位对同一目标生物的抑制能力强弱也存在较大差异。图21.3示出了6种大型淡水植物浸出液对蛋白核小球藻的抑制率的区别,随着植物浸出液加入量增加,抑制率逐渐增大,但不同植物对藻类的抑制能力不同。芦苇和莲的最大抑制率接近100%,说明藻类已经完全被抑制,不能生长。其他4种植物的抑制率都低于80%。在所有受试植物中芦苇对藻类的抑制作用最强,抑制率最高,芦苇在较低质量浓度(15 g/L)时抑制率已经接近100%,使藻类不能生长(李锋民和胡洪营,2004b)。

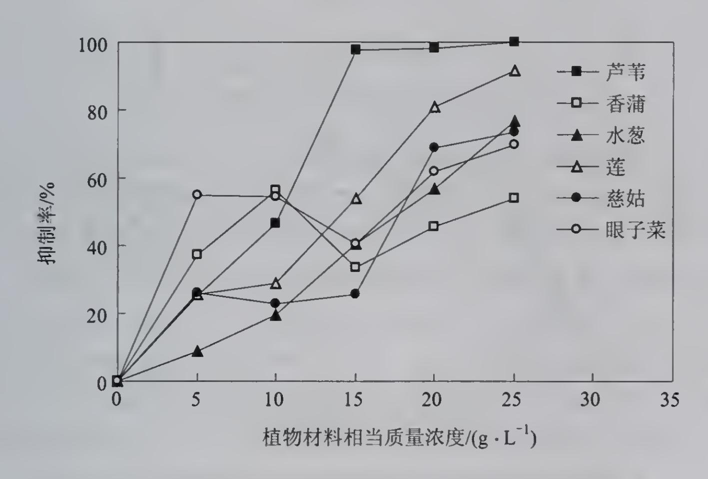


图21.3　6种大型水生植物对蛋白核小球藻的抑制率比较

图21.4示出22种大型植物浸出液对蛋白核小球藻的 EC_{50} 值,以比较各种植物的抑制活性强弱。由图21.4可见,不同植物的 EC_{50} 值不同,所有受试22种植物中,芦苇的 EC_{50} 最低,为7.5 g/L,具有最强的抑藻能力。槐叶萍抑藻能力最弱,EC_{50} 值为29.7 g/L(李锋民和胡洪营,2004b)。

在所有受试22种植物中,芦苇对蛋白核小球藻的抑制作用最强。作为大型禾本科植物,芦苇生物体可分为营养器官和生殖器官两部分,其中生殖器官生物量小,作为化感物质的提取来源应用价值很小。芦苇各部分对蛋白核小球藻的抑制率可以看出,叶片浸出液对蛋白核小球藻的抑制作用最强,在10 g/L时抑制率已经达到97.6%。地下茎在15 g/L时,抑制率也达到92.5%(李锋民和胡洪营,2004b)。在这4个部分中,茎和根对蛋白核小球藻的抑制作用最弱,但其抑制率仍高于其他植物(图21.5)。由于芦苇生物体中,茎的比例最大,并且易于收获,因此可以作为提取化感物质的原料。

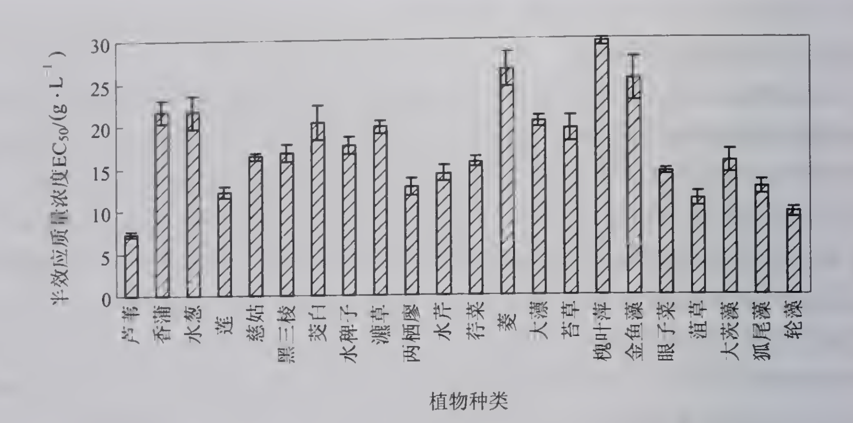


图 21.4　22 种植物对蛋白核小球藻的 EC_{50}

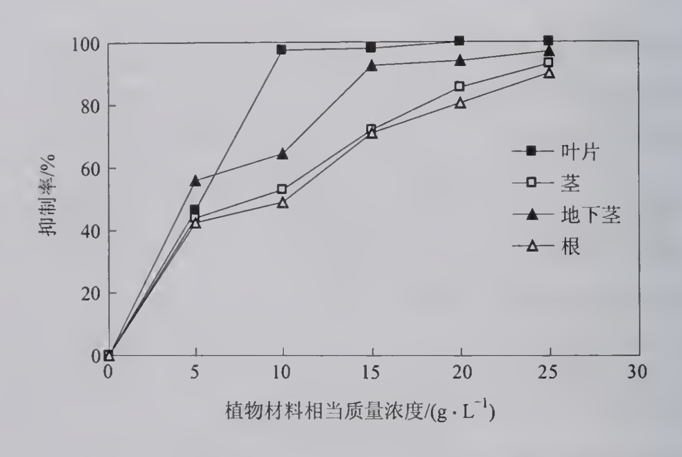


图 21.5　芦苇各部分对蛋白核小球藻的抑制率比较

芦苇各个部分中,叶片抑制蛋白核小球藻的 EC_{50} 值最小,茎、地下茎和根的 EC_{50} 值相差不大(图 21.6)。这一结果与芦苇不同部位浸出液对蛋白核小球藻的抑制率相一致(李锋民和胡洪营,2004b;Li and Hu,2005b)。化感物质是植物体内产生的次生代谢物质,如酚、生物碱等,植物的次生代谢物质主要在叶片中通过光合作用合成。这一结果显示,叶片浸出液对藻类的抑制作用最强。因此,化感物质很可能是在叶片中合成的。

2. 大型浮叶植物

大型浮叶植物包括具根以及自由漂浮植物两种,具根物种主要从底泥中获取营养物质,通常不与周围的藻类和附生植物产生营养竞争。与此相反,自由漂浮的大型植物从水中获取所有生长所需的营养物质,会与浮游植物和附生植物产生竞争,而且浮叶植物只在无风、无浪的静态水体中生长。有大量具根型浮叶植物存在的水体中其他物种的幼苗很难存在并生长。与 16 种其他大型植物相比,黄睡莲

(*Nuphar lutea*)的水提液在低浓度时便能抑制莴苣幼苗的生长，但其叶片水提液以及整株幼苗未对大型沉水植物穗花狐尾藻和篦齿眼子菜产生抑制作用。在黄睡莲的分泌液中发现了较高浓度的间苯二酚，间苯二酚可能是黄睡莲的化感物质(Sütfeld,1996)。

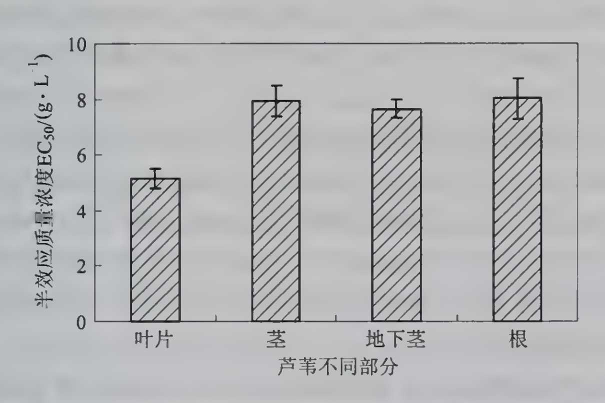


图 21.6　芦苇不同部位对蛋白核小球藻的 EC_{50}

凤眼莲(水葫芦)是许多热带、亚热带湖泊和水域中具优势地位的大型自由漂浮型水生植物。凤眼莲能够迅速蔓延生长，给湖泊和水域带来有害影响。在这些水体系统中由于营养和光照的竞争或化感作用活性物质的释放，浮游植物的密度往往较低。凤眼莲无菌幼苗种植水能够抑制雷氏衣藻的生长，无菌以及非无菌根分泌物中都含有 *N* - 苯基 - 1 - 萘胺和 *N* - 苯基 - 2 - 萘胺，二者均是高抑藻活性物质(杨善元等 1992；孙文浩等，1993)。另一方面，凤眼莲自身易受银胶菊(菊科)腐败残余物和水提液的化感抑制作用影响，特别是陆生植物马缨丹(马鞭草科)的水提液及其释放的酚和二萜内酯 lantadenes 能够杀死凤眼莲(Zhang *et al.*，2005；Kong *et al.*，2006)。

水浮莲，又名大漂，是另一种能够给许多内陆水体造成严重影响的自由型浮水植物。水浮莲含有脂溶性抑藻化合物，其中包括 α - 细辛醚、多种脂肪酸以及类固醇衍生物等。其中两种特殊的羟基脂肪酸具有较强的抑制效果。这两种羟基脂肪酸是由 α - 亚麻酸经脂氧合酶氧化得到，亚油酸和 γ - 亚麻酸具有抑制活性，可能是由于它们在生物检测过程中形成了过氧化氢衍生物(Aliotta *et al.*，1990)。既有浮水叶片又有沉水叶片的浮叶眼子菜能够产生多种具有抑藻活性的二萜类物质(Cangiano *et al.*，2001；2002；Della Greca *et al.*，2001)。

3. 大型沉水植物

对于大型沉水植物来说，主要的限制性因子来自附生植物和浮游植物或底泥再悬浮和腐殖质引起的浊度所产生的遮光作用(Sand - Jensen，1990)。有效的抵御机制包括迅速的顶端生长，形成顶盖以及释放具有化感作用活性的化合物，表明化感作用可能存在于大型植物和小型植物之间(Scheffer *et al.*，1993)。水盾草、穗花狐尾藻、金鱼藻、苦草等沉水植物的培养液能抑制铜绿微囊藻、鱼腥藻以及席藻

的生长(鲜启鸣,2005;2006;Jin *et al.*,2003;Xian *et al.*,2005;2006a;2006b),其中穗花狐尾藻的抑制活性最强。轮藻的浸出液也能显著抑制鱼腥藻的生长(Berger and Schager,2003)。

金鱼藻是一种无根,形成顶盖的沉水被子植物,它对浮游植物具有化感作用活性(Wium - Anderen *et al.*,1983;Jasser,1994;1995)。完整的金鱼藻释放的化感物质对蓝藻具有生长抑制作用(Jasser,1994),其浸出液能够对多种淡水藻类和蓝细菌产生物种特异性的化感作用(Körner and Nicklisch,2002)。在挪威一些浅水富营养化湖泊中,金鱼藻能够抑制浮游植物的生长(Mjelde and Faafeng,1997),这些湖泊中金鱼藻的优势地位可以用与浮游植物间的氮源竞争加以很好的解释。然而,金鱼藻易受黑藻产生的化感作用影响(Kulshretha and Gopal,1983)。

狐尾藻属(小二仙草科)植物在沉水植物中具有很高的竞争力(Grace and Wetzel,1978;Smith and Barko,1990;Weisner *et al.*,1997)。许多研究报道它们对藻类和蓝细菌具有化感作用(Gross *et al.*,1996;Nakai *et al.*,2000)。从穗花狐尾藻中分离出几种酚类化合物对人工培养藻类以及天然浮游植物群均具有抑藻活性(Planas *et al.*,1981)。与绿藻门中的月牙藻和栅藻相比,蓝藻中的组囊藻最易受狐尾藻的化感抑制。

经过酸化水解,从穗花狐尾藻组织中分离得到五倍子酸、鞣酸和单宁酸,它们对浮游植物物种表现出了抑制作用(Planas *et al.*,1981)。这些酚类化合物的存在表明水解多酚可能是产生化感作用的物质。之后的研究鉴定出 tellimagrandin Ⅱ和其他水解多酚类物质为主要抑藻化合物(Gross and Sütfeld,1994;Gross *et al.*,1996)。在穗花狐尾藻的叶片或顶端分生组织中含有占干重 10% ~25% 的多酚类物质(Gross,2000)。这大大高于其他科沉水植物中酚类化合物的浓度(Gross,1999;Smolders *et al.*,2000;Choi *et al.*,2002)。tellimagrandin Ⅱ又称没食子单宁(Gross,1999),也是南美一种部分沉水被子植物 *M. brasiliense* 中的一种主要抑藻化合物,对水华蓝藻有较强的抑制活性(Saito *et al.*,1989)。Aliotta 等(1992)从轮叶狐尾藻分离得到了芥子酸、其他苯丙烷基酸以及五倍子酸的具有抑藻活性的酯类。

在穗花狐尾藻、水蕴草和水盾草的浸提液中,穗花狐尾藻的浸提液对羊角月牙藻和铜绿微囊藻的抑制作用最强(Nakai *et al.*,1996)。穗花狐尾藻能够向环境中释放化感物质(Gross *et al.*,1996),但是释放的化感物质容易被降解(Gross *et al.*,1996;Gross,1999),因此化感物质的连续释放是产生抑藻活性的必要条件(Nakai *et al*,1999,2000)。在穗花狐尾藻中已发现 tellimagrandin Ⅱ、鞣花酸和其他几种未鉴定出的低相对分子质量多酚物质(Gross and Sütfeld,1994)。Nakai 等(2000)也发现了穗花狐尾藻浸出液中除儿茶素外还含有五倍子酸、焦棓酸和鞣花酸。五倍子酸和焦棓酸对铜绿微囊藻的抑制效果强于鞣花酸和儿茶素。

4. 大型藻类

淡水系统中最具生长优势的是轮藻,轮藻占据优势地位的湖泊通常很清澈,浮游植物密度低(Crawford,1977;van den Berg *et al.*,1998)。虽然这可能由于减少了

底泥再悬浮的发生,营养物质的竞争以及植食性浮游动物的捕食等多种因素造成(Scheffer *et al.* ,1993;van Donk and van de Bund,2002),但化感作用也是轮藻抵御浮游植物大量生长的一种适应策略。从球状轮藻和其他咸水和淡水轮藻种类中分离出了具有生物活性的环状硫化物(Wium - Andersen *et al.* ,1982)。这些硫化物不稳定,在植物体腐烂后会释放出单质硫,但目前尚不清楚是植物体中的环状硫化物还是单质硫对浮游藻类的光合作用产生了抑制作用(Wium - Andersen *et al.* ,1982;Wium - Andersen,1987)。

利用水生植物浸提物得到的实验室研究结果是否具有生态学上的意义还存在着争论,基于在轮藻统治性和轮藻非统治性湖泊中浮游植物叶绿素与磷酸盐浓度的相关关系,Forsberg 等(1990)提出化感作用在实际水体中可能不具有显著的生态价值,这些湖泊不具有化感作用活性还可能是由于其中生长的是没有化感作用活性的轮藻种类。在这些湖泊中的优势物种不是唯一具有显著化感作用活性的球状轮藻(*Chara globularis*),而是 *C. tomentosa* (Forsberg *et al.* ,1990),但实验室研究发现只有球状轮藻(*C. globularis*)的分泌物显著抑制了微藻的生长,而 *C. tomentosa*, *C. delicatula* 和 *C. hispida* 对栅藻的生长均无抑制作用,甚至有一定的促进作用。这些研究结果表明轮藻中化感物质的释放是有物种特异性的,这些结果也进一步表明在实际水体中很可能存在着同样的影响。然而,现在仍缺少明确的现场证据来证明轮藻化感作用活性的存在。

丛生的刚毛藻常见于流动和静态水体中,它们能够形成藻球,与其他大型藻类和大型植物竞争光照和空间。刚毛藻也受到浓密附生植物遮光作用的影响,团集刚毛藻(*C. glomerata*)浸提液可以降低附生植物 *Nitzschia* spp. 的光合作用速率(Dodds,1991)。

综上,不同生态型的水生植物对其他植物的化感抑制作用皆有报道,尤其是大型水生植物对藻类的抑制作用研究较多,表 21.1 汇总近年来报道的抑制藻类的水生植物及受抑制藻类。

表 21.1　抑制藻类的水生植物及受抑制藻类

生活型	水生植物	被抑制藻类	参考文献
浮水植物	凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)	绿藻(雷氏衣藻 *C. reinhardtii*、栅藻 *Scenedesmus* spp. 等)	俞子文,1992;孙文浩,1988;1990;1993
	水花生(*Alternanthera philoxeroides*)	绿藻(雷氏衣藻 *C. reinhardtii*)	孙文浩,1988
	水浮莲(*Pistia stratiotes*)	绿藻(雷氏衣藻 *C. reinhardtii*)	孙文浩,1988
	满江红(*Azolla imbricata*)	绿藻(雷氏衣藻 *C. reinhardtii*)	孙文浩,1988
	浮萍(*Lemma minor*)	绿藻(雷氏衣藻 *C. reinhardtii*)	孙文浩,1988
	紫萍(*Spirodela polyrhiza*)	绿藻(雷氏衣藻 *C. reinhardtii*)	孙文浩,1988

生活型	水生植物	被抑制藻类	参考文献
沉水植物	穗花狐尾藻(*Myrophyllum spicatum*)	蓝绿藻	俞子文,1992;Nakai,2000
	水盾草(*Cabomba caroliniana*)	蓝绿藻	孙文浩,1988;俞子文,1992
	金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)	蓝藻	Gross *et al.*,2003
	大茨藻(*Najas marina* ssp.)	蓝藻	Gross *et al.*,2003
藻类	亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)	硅藻(*Thalassiosira weissflogii*)	Fistarol*et al.*,2004
	费氏蓝藻(*Fischerella*)	多种蓝藻	Etchegaray and Rabello,2004
	珊瑚藻(*Lithophyllum yessoense*)	多种海藻	Kim *et al.*,2004
	轮藻(*Chara*)	绿藻	Berger and Schager,2003;Mulderij,2003
	团集刚毛藻(*C. glomerata*)	*Nitzschia* spp.	Dodds,1991
挺水植物	菖蒲(*Acorus tatarinowii* Schott)	绿藻、蓝绿藻	Greca *et al.*,1989;He and Wang,2001
	芦苇	蛋白核小球藻、铜绿微囊藻	Li,2005a
	芦竹	铜绿微囊藻	Hong,2008
	马蹄莲(*Zantedeschia aethiopica*)	斜生栅藻(*S. capricornutum*)	Greca *et al.*,1990
	宽叶香蒲(*Typha latifolia*)	绿藻	Greca *et al.*,1998
	石菖蒲(*Acorus tatarinowii*)	绿藻	何池全和叶居新,1999

四、淡水生态系统中的化感物质及其抑藻机理

水生植物中抑藻化感物质是植物生长过程中产生的次生代谢物质，一般只特异性地抑制某些藻类的生长（Greca *et al.*，1990；Li，2005a），对其他大型水生植物和原生动物、后生动物抑制作用很小。荸荠中对蓝藻有抑制作用的物质主要是二十碳的三羟基环戊基脂肪酸和十八碳的三羟基环戊烯酮脂肪酸，这些物质在大型水生植物周围的水体中也存在，并且随植物生长速度的增加含量上升。Aliotta（1990）和 Greca（1989；1990；1998）分别对香蒲（*Typha latifolia*）的乙醚提取物进行分析，提取出数种具有抑制藻类的活性物质，如 β－固甾醇、20*s*，24－亚甲基－4－甲基－7－烯胆烷醇、α－亚油酸等。穗花狐尾藻中对铜绿微囊藻有抑制作用的化感物质主要是多酚类物质，如没食子酸（gallic）和焦棓酸（pyrogallic）（Nakai，2000；2001）。Suzuki（1996；1998）从珊瑚藻中分离出对海带属藻类有抑制作用的化感物质。水葫芦中的抑藻化感物质主要是：α－苯基萘胺、β－苯基萘胺、亚油酸和亚油酸甘油酯。文献中已报道的抑藻化感物质主要包括脂肪酸、萜类以及芳香族化合物等（表 21.2）。

表 21.2　已鉴定出的主要抑藻化感物质

水生植物名称	化感物质名称	有效抑制藻种	参考文献
凤眼莲（*Eichhornia crassipes*）	*N*－苯基－2－萘胺	雷氏衣藻（*C. reinhardtii*）	杨善元，1992；孙文浩，1993
	亚油酸甘油酯	雷氏衣藻（*C. reinhardtii*）	杨善元，1992；孙文浩，1993
	乙酸乙基异氰	小球藻、栅藻	Gallardo－Williams and Martin，2002；Jin and Dong，2003
	丙酸酰胺	小球藻、栅藻	Gallardo－Williams and Martin，2002；Jin and Dong，2003
穗花狐尾藻（*M. spicatum* L.）	鞣花酸（ellagic）	铜绿微囊藻（*M. aeruginosa*）	Nakai *et al.*，2000；2001；Gross *et al.*，1996
	五倍子酸（gallic）	铜绿微囊藻（*M. aeruginosa*）	Nakai *et al.*，2000；2001；Gross *et al.*，1996
	焦棓酸（pyrogallic）	铜绿微囊藻（*M. aeruginosa*）	Nakai *et al.*，2000；2001
	儿茶酚（catechin）	铜绿微囊藻（*M. aeruginosa*）	Nakai *et al.*，2000；2001

续表

水生植物名称	化感物质名称	有效抑制藻种	参考文献
费氏蓝藻(*Fischerella*)	酰胺多肽 生物碱	多种蓝藻	Etchegaray and Rabello,2004
莩荠(*Cyperaceae*)	三羟基环戊基脂肪酸,三羟基环戊烯酮脂肪酸	蓝藻	Gross *et al.* ,2003
马蹄莲(*Zantedeschia aethiopica*)	α-亚麻酸(α-linolenic acid)	羊角月牙藻(*S. capricornutum*)	Greca *et al.* ,1998
	亚油酸(linoleic acid)	羊角月牙藻(*S. capricornutum*)	Greca *et al.* ,1998
芦苇(*Phragmites communis*)	2-甲基乙酰乙酸乙酯	铜绿微囊藻,蛋白核小球藻	李锋民和胡洪营,2004a;李锋民等,2007a;2007b;Li,2005b

化感物质抑制藻类生长的机理研究较少,且没有统一的结论。目前已报道的化感物质抑制藻类生长的可能的机理主要包括:

1. 破坏叶绿素,抑制光合作用

叶绿素是光合作用的场所,有些化感物质通过破坏藻类的叶绿素,减少藻类的同化产物,从而抑制藻类的生长。凤眼莲根系分泌的*N*-苯基-2-萘胺、亚油酸甘油酯、乙酸乙基异氰和丙酸酰胺等化感物质使凤眼莲根系上附着的藻细胞中叶绿素a的含量明显下降,而其降解产物脱镁叶绿素a酸酯的含量升高(孙文浩,1993)。从侧生藻中分离出的侧生藻素A对藻类和其他光合自养微生物具有强抑制作用,影响Q_A^-再氧化速率、初级光能捕获,使PSⅡ活性中心失活(洪喻和胡洪营,2009;Inderjit and Duke,2003;Inderjit and Nilson,2003)。

李锋民等(2007a;2007b)利用黑白瓶法测定芦苇化感物质2-甲基乙酰乙酸乙酯(ethyl-2-methyl acetoacetate,EMA)对藻类呼吸速率和光合作用速率的影响。其中,黑瓶为不透光的密闭瓶,藻类只能进行呼吸作用而不能进行光合作用,单位时间内CO_2升高量(或者单位时间内O_2的减少量)即为呼吸速率。白瓶为能透光的密闭瓶,藻类同时进行光合作用和呼吸作用。单位时间内白瓶中O_2的增加量与黑瓶中O_2减少量之和即为光合作用速率。在黑暗状态下,未加入化感物质EMA的黑瓶中CO_2浓度有小幅升高,说明对照组藻类呼吸作用比较微弱。加入0.25 mg/L和1 mg/L的化感物质EMA后,铜绿微囊藻和蛋白核小球藻培养瓶中CO_2浓度显著升高,并随着时间延迟而上升。但化感物质EMA质量浓度为4 mg/L时,铜绿微囊藻和蛋白核小球藻培养瓶中CO_2浓度低于化感物质EMA质量浓度为

0.25 mg/L 和 1 mg/L 的瓶中的浓度，其原因可能是因为高浓度的化感物质 EMA 表现出对藻类生理活性较强的抑制作用，从而使 CO_2的释放量降低。加入化感物质 EMA 后，普通小球藻培养瓶中 CO_2浓度比对照组略有上升，但变化幅度远小于其他 2 种藻类的变化幅度。

化感物质 EMA 对 3 种藻类的 24 h 平均呼吸速率的影响如图 21.7 所示。铜绿微囊藻对照组的呼吸速率为 0.004 μmol CO_2/(10^9细胞 · h)，而加入 0.25 mg/L 和1 mg/L的化感物质 EMA 后，呼吸速率提高到 0.031 和 0.032 μmol CO_2/(10^9细胞 · h)。而加入高浓度的化感物质 EMA 时，铜绿微囊藻的呼吸速率则呈现下降趋势。化感物质 EMA 质量浓度为 0.25 mg/L 时，蛋白核小球藻的呼吸速率为对照组的 11 倍，随着化感物质 EMA 质量浓度的继续升高，蛋白核小球藻呼吸速率逐渐下降。但化感物质 EMA 对普通小球藻呼吸速率基本没有影响。

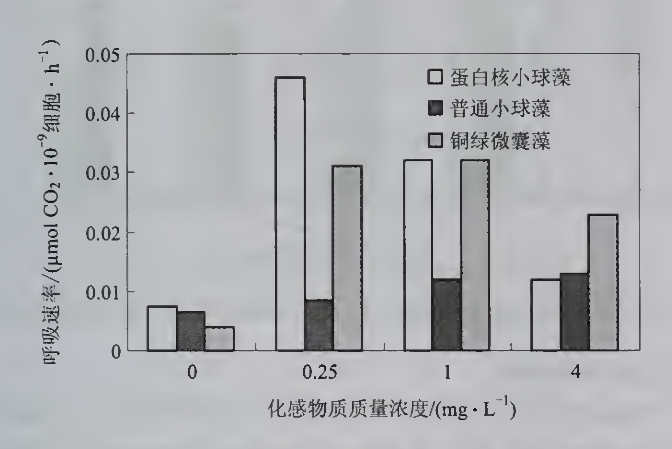


图 21.7 芦苇化感物质 2－甲基乙酰乙酸乙酯对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻和普通小球藻的呼吸速率的影响

毒理学研究表明，低浓度毒性物质对受体生物的呼吸作用有促进作用，而高浓度的毒性物质则对受体生物的呼吸作用有抑制作用(Choo *et al.*，2004)。从芦苇中提取的化感物质 EMA 能够抑制铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的生长，这说明该化感物质对这两种藻类是毒性物质。化感物质 EMA 对铜绿微囊藻和蛋白核小球藻呼吸速率的影响规律符合“低促高抑”的规律。但如图 21.7 所示，化感物质 EMA 对普通小球藻的呼吸速率则没有明显影响，这可能是化感物质 EMA 对普通小球藻没有抑制作用的原因之一。

绿色植物在光照下吸收 CO_2释放 O_2的过程称为光合作用。当藻类生长的环境中存在胁迫时，光合作用速率可能发生改变。李锋民等(2007a)采用黑白瓶法研究了化感物质 EMA 对 3 种藻类释放 O_2的影响。培养 7 h 后，蛋白核小球藻对照瓶中 O_2相对含量为 0.379，而加入化感物质 EMA 的培养瓶中 O_2浓度都低于对照组，其中加入 4 mg/L 化感物质 EMA 的培养瓶中 O_2相对含量为 0.262；加入化感物质 EMA 的铜绿微囊藻释放 O_2的总量也低于对照组，说明光合作用被抑制。但普

通小球藻对照组和加入化感物质 EMA 的培养瓶中 O_2相对含量均为 0.34 左右,说明化感物质 EMA 对普通小球藻释放 O_2总量影响不大。

化感物质 EMA 对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻、普通小球藻光合速率(以 μmol $O_2/10^9$细胞 · h 表示)的影响如图 21.8 所示。可见,当化感物质 EMA 为 4 mg/L 时,铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的光合作用速率仅为对照组的 50%。化感物质 EMA 加入后降低了铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的光合作用速率,但化感物质 EMA 对普通小球藻的光合作用速率影响不大。

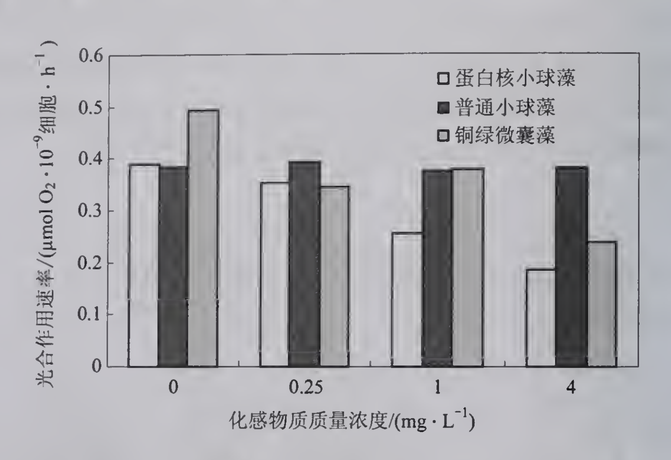


图 21.8　化感物质 EMA 对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻和普通小球藻光合作用速率的影响

2. 破坏藻类细胞结构

细胞膜是细胞原生质体的屏障,控制着细胞内外物质交换。细胞膜具有选择透性,如果细胞膜结构发生改变,细胞膜的选择透性则会被破坏。化感物质还能引起某些藻类内含物含量的变化(Fistarol *et al.* ,2004),降低细胞膜的完整性,使细胞内物质大量渗出,渗出液的电导率增加(Galindo *et al.* ,1999;Dayan *et al.* ,1999;Burgos *et al.* ,2004)。

不同浓度芦苇化感物质 EMA 与铜绿微囊藻接触不同时间对细胞内 K^+、Mg^{2+}、Ca^{2+}渗出量的影响有所差异,随着接触时间的延长,加入 EMA 后,藻细胞渗出的 K^+量逐渐增加。当接触时间为 120 min 时,质量浓度为 0.5 mg/L 和 2 mg/L 的 EMA 都使细胞内 K^+、Mg^{2+}、Ca^{2+}等离子完全渗出(K^+、Mg^{2+}、Ca^{2+}浓度与煮沸组浓度相近,煮沸将细胞膜完全破坏,认为细胞内物质完全渗出)。以上结果表明,此时细胞完全被破坏,细胞内金属离子完全渗出。在相同接触时间下,0.5 mg/L和 2 mg/L 的 EMA 都能提高细胞外 K^+、Mg^{2+}、Ca^{2+}浓度,加入 EMA 后 K^+、Mg^{2+}、Ca^{2+}渗出量为对照组的 1.5 ~2 倍,说明是 EMA 增加了离子的渗出量,破坏了细胞膜的选择透性(Li and Hu,2005b)。

EMA 对不同藻类金属离子渗出量的影响不同(图 21.9),随着 EMA 浓度的增加,铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的 K^+渗出量逐渐增加。当 EMA 质量浓度为

4 mg/L时，细胞内 K^+ 已完全渗出。而 EMA 对普通小球藻的 K^+ 渗出没有影响。EMA 对 3 种藻细胞内 Mg^{2+}、Ca^{2+} 渗出的影响规律与 K^+ 相似，即 EMA 能增加铜绿微囊藻和蛋白核小球藻 Mg^{2+}、Ca^{2+} 的渗出量，但对普通小球藻中 Mg^{2+}、Ca^{2+} 的渗出没有影响。这一规律与 EMA 能显著抑制铜绿微囊藻和蛋白核小球藻生长而不能抑制普通小球藻生长的结果是相符合的。

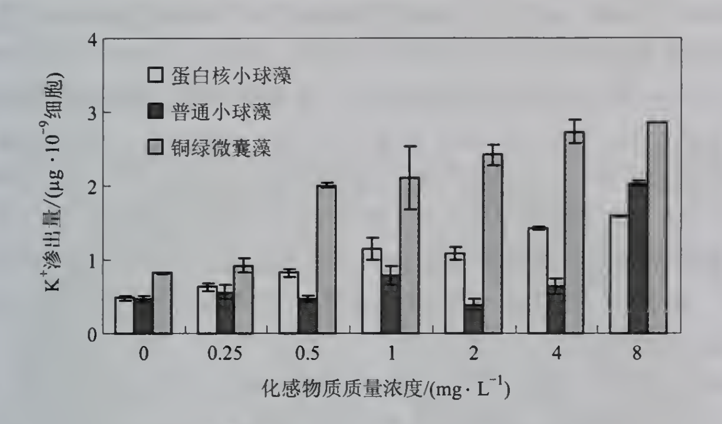


图 21.9　EMA 对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻和普通小球藻 K^+ 渗出量的影响

表 21.3　EMA 对 3 种藻类脂肪酸含量的影响

			脂肪酸所占比例/%		
		脂肪酸	蛋白核小球藻	普通小球藻	铜绿微囊藻
未加化感物质	C14:0	肉豆蔻酸	16.57 ±0.35	8.17 ±0.12	0 ±0
	C16:2	十六碳二烯酸	0 ±0	0 ±0	11.93 ±0.44
	C16:0	棕榈酸	33.68 ±0.09	26.95 ±0.21	16.8 ±0.22
	C18:3	亚麻酸	23.31 ±0.64	29.56 ±0.29	0 ±0
	C18:2	亚油酸	11.46 ±0.81	30.41 ±0.06	30.26 ±0.25
	C18:1	油酸	0 ±0	0 ±0	18.85 ±0.14
	C18:0	硬脂酸	14.98 ±0.32	4.9 ±0.18	22.15 ±0.31
加入 2 mg/L 化感物质	C14:0	肉豆蔻酸	4.66 ±0.06	7.77 ±0.05	0 ±0
	C16:2	十六碳二烯酸	0 ±0	0 ±0	7.21 ±0.04
	C16:0	棕榈酸	22.04 ±0.13	25.04 ±0.37	11.4 ±0.27
	C18:3	亚麻酸	37.68 ±0.24	29.17 ±0.22	0 ±0
	C18:2	亚油酸	25.91 ±0.51	32.1 ±1.02	42.88 ±1.54
	C18:1	油酸	0 ±0	0 ±0	28.46 ±0.33
	C18:0	硬脂酸	9.71 ±0.05	5.91 ±0.65	10.05 ±0.03

* “C”后数字为碳链长度，“:”后数字为不饱和键数。

EMA 能够引起蛋白核小球藻和铜绿微囊藻藻细胞内物质的泄漏，必定引起了藻细胞膜的变化。通过分析藻类细胞膜中磷脂脂肪酸种类和相对含量发现，2 种小球藻的脂肪酸主要是 C14:0，C16:0，C18:0，C18:2，C18:3，铜绿微囊藻的则主要是 C16:0，C16:2，C18:0，C18:1，C18:2（其中“C”后数字为碳链长度，“:”后数字为不饱和键数）。表 21.3 列出了加入 EMA 前后 3 种藻类细胞膜磷脂脂肪酸的组成变化。未加 EMA 的蛋白核小球藻细胞膜中不饱和脂肪酸 C18:3 和 C18:2 分别占总脂肪酸含量的 23.31% 和 11.46%，而加入 EMA 后则分别增加到 37.68% 和 25.91%；未加 EMA 的蛋白核小球藻细胞膜中饱和脂肪酸 C14:0 和 C16:0 含量则由 16.57%、33.68% 降低到 4.66%、22.04%。铜绿微囊藻对照组中不饱和脂肪酸 C18:2、C18:1 含量分别为 30.26%、18.85%，加入 EMA 后，则上升为 42.88%、28.46%；而饱和脂肪酸 C18:0 含量则有明显下降。可见，EMA 使蛋白核小球藻和铜绿微囊藻细胞膜内不饱和脂肪酸含量上升，而饱和脂肪酸含量下降。但 EMA 对普通小球藻细胞膜中脂肪酸相对含量没有显著影响（Li and Hu，2005b）。

EMA 破坏了铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的细胞膜，必将引起它们细胞结构的改变。EMA 对蛋白核小球藻亚显微结构的影响如图 21.10 所示。加入 EMA 后，蛋白核小球藻的细胞膜受到破坏，细胞外出现从细胞内渗出的细胞质。藻细胞中叶绿体的原本排列规则的片层结构被破坏。叶绿体片层结构是与细胞膜相似的双分子层结构，可能是 EMA 降低了藻细胞内抗氧化体系酶活性，也使该片层结构受到破坏。细胞中央的蛋白核在 EMA 作用下结构被破坏，核仁成为不规则的形状。EMA 加入后，线粒体被破坏成多个碎块，淀粉粒和液泡体积增大。

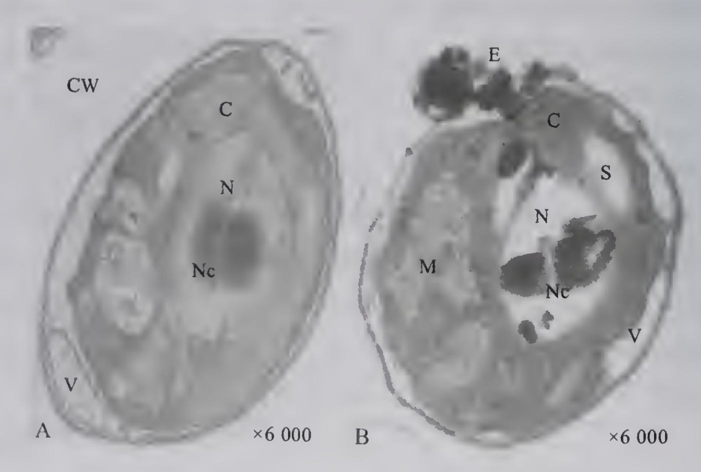


图 21.10　EMA 对蛋白核小球藻亚显微结构的影响

A. 对照　B. 2mg/L EMA　（C:色素体　CW:细胞壁　N:细胞核　Nc:核仁　M:线粒体　S:淀粉粒　V:液泡　E:渗出物质　图 21.11 和图 21.12 同）

EMA 对铜绿微囊藻亚显微结构也有破坏作用(图 21.11A)。加入 EMA 后,铜绿微囊藻出现质壁分离现象(图 21.11B,C),并且细胞壁从细胞上脱落(图 21.11C)。细胞膜受到破坏,细胞外出现从细胞内渗出的细胞质(图 21.11D)。正常蓝藻细胞内的色素以类囊体的形式附着在片层结构上(图 21.11A),加入 EMA 后,片层结构被破坏,类囊体杂乱的分布在细胞质内(图 21.11C,D)。细胞中央的透明区域为铜绿微囊藻的核区,在 EMA 作用下核区被破坏,并被挤到细胞的一侧(图 21.11D)。EMA 加入后,多个小淀粉粒合并成为少数大的淀粉粒,其内含物总量上升(李锋民等,2006;2007a;2007b;Li and Hu,2005a;2005b)。

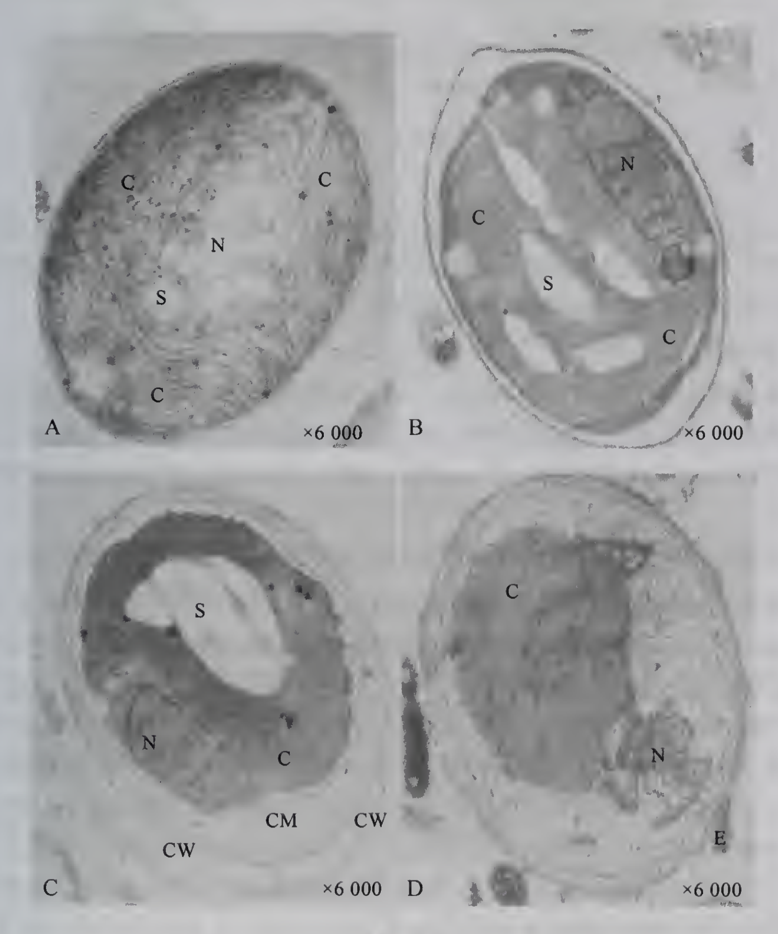


图 21.11　EMA 对铜绿微囊藻亚显微结构的影响

A. 对照　B,C,D. 2 mg/L

EMA 对普通小球藻亚显微结构没有显著影响(图 21.12)。加入 EMA 后,普通小球藻出现轻微的质壁分离现象,部分细胞的淀粉粒体积增大,但细胞结构保持完整。说明 EMA 对普通小球藻的破坏作用不明显。这一结果与前面的研究结果是一致的(李锋民等,2006;2007a;2007b;Li and Hu,2005b)。



图 21.12　EMA 对普通小球藻亚显微结构的影响

A. 对照　B. 2 mg/L EMA

综上可见,EMA 对藻类抑制的作用点是降低了抗氧化体系酶活性,使细胞内过量的活性氧得不到及时清除,过量的活性氧使细胞内发生脂质过氧化作用,使细胞的膜系统被破坏(包括细胞膜和细胞内膜),最终导致细胞解体。

3. 影响某些酶的活性

化感作用能影响生物体的酶活性,由于酶的特性不同,化感物质能提高某些酶的活性却能抑制另外一些酶的活性。单宁类化感物质能抑制纤维素酶活性从而延缓纤维素和半纤维素的降解。Friebe 等(1997)发现化感物质能影响细胞膜 ATP 酶的活性。

EMA 对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻和普通小球藻中超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响如图 21.13 所示(李锋民,2007a;Li and Hu,2005b)。低浓度的 EMA (0.25 mg/L)对 3 种藻的超氧化物歧化酶活性都有促进作用,但随着 EMA 浓度的增加,铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的 SOD 活性逐渐降低。当 EMA 高于 0.5 mg/L 时,蛋白核小球藻的 SOD 活性已经低于对照组。EMA 质量浓度为 4 mg/L 时,蛋白核小球藻 SOD 活性已经为 0。EMA 质量浓度大于 2 mg/L 时,铜绿微囊藻 SOD 活性也低于对照组。高浓度的 EMA 使铜绿微囊藻和蛋白核小球藻 SOD 活性降低,已经不能除去多余的活性氧。但所有加入 EMA 的普通小球藻的 SOD 活性大约为对照组 SOD 活性的 3 倍,说明 EMA 提高了普通小球藻的 SOD 活性。这保证了普通小球藻能及时清除细胞内多余的活性氧,因此,EMA 不能抑制普通小球藻。

EMA 对 3 种藻类过氧化物酶(POD)活性的影响如图 21.14 所示。低浓度的 EMA(0.25 mg/L)对 3 种藻的 POD 活性都有促进,但随着浓度逐渐增加,蛋白核小球藻和铜绿微囊藻 POD 活性逐渐下降。而普通小球藻的 POD 活性随着 EMA 浓度的增加则继续升高,当 EMA 质量浓度为 4 mg/L 时,其 POD 活性达到对照组的 4.2 倍。

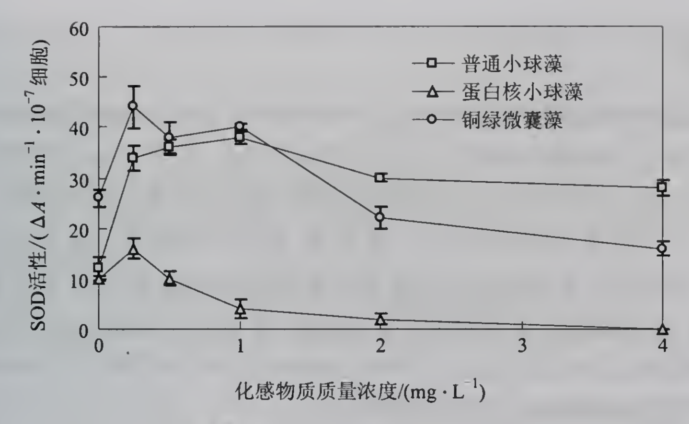


图 21.13　EMA 对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻和普通小球藻 SOD 活性的影响

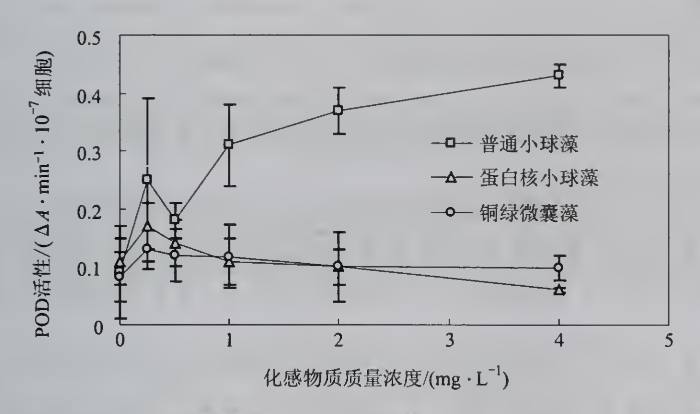


图 21.14　EMA 对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻和普通小球藻 POD 活性的影响

EMA 对 3 种藻过氧化氢酶(CAT)的影响规律与其对 SOD、POD 的影响规律相类似(图 21.15)。低浓度的 EMA 对藻类的 CAT 活性有促进,高浓度的 EMA 显著降低了铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的 CAT 活性,但 EMA 浓度较高时普通小球藻的 CAT 活性仍能保持在对照组的 2 倍左右。

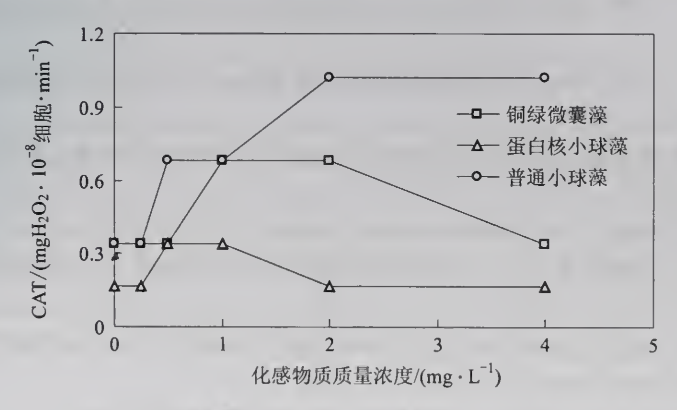


图 21.15　EMA 对铜绿微囊藻、蛋白核小球藻和普通小球藻 CAT 活性的影响

五、结语

淡水和海洋生态系统中各种生物之间的化学生态学关系是普遍存在的，当前的研究主要集中在植物与植物之间、植物与微生物之间、微生物与微生物之间的化学信息传导方面，尤其是生物的化学防御机制、藻类的生态控制等领域。尽管近年来我国科研工作者在该领域取得了一定成绩，但还不能满足当前国家经济建设的需求。未来的水生生态系统化学生态学的研究至少应在① 水生生态系统各物种间信息传递、化学防御的分子和化学物质基础，② 水生生态系统中生物种间、种内的化学作用机制，③ 利用水生生态系统生物的化学生态机制，开发赤潮和水华生态控制技术等方面开展深入系统的研究。

参考文献

洪喻，胡洪营. 2009. 水生植物化感抑藻作用研究与应用. 科学通报，54:287-293.

何池全，叶居新. 1999. 石菖蒲(*Acorus tatarinowii*)克藻效应的研究. 生态学报，19:754-758.

金秋. 2005. 大型海藻孔石莼对赤潮微藻克生作用的实验研究及克生物制的分离与鉴定. 中国海洋大学博士学位论文.

康凯. 2006. 绿藻孔石莼中克生活性物质的分离与鉴定. 中国海洋大学硕士学位论文.

阚振荣，王欣伊，李彦芹，吕艳萍. 2006. 菌-藻、藻-藻间化感作用初探. 微生物学杂志，26:14-18.

李锋民，胡洪营. 2004a. 芦苇化感物质的分离及其抑制蛋白核小球藻效果的研究. 环境科学，25:89-92.

李锋民，胡洪营. 2004b. 大型水生植物浸出液对藻类的化感抑制作用. 中国给水排水，20:18-21.

李锋民，胡洪营，门玉洁，洪喻，郭美婷. 2006. 化感物质对小球藻抗氧化体系酶活性的影响. 环境科学，27:2 091-2 094.

李锋民，胡洪营，种云霄，门玉洁，郭美婷. 2007a. 芦苇化感物质 EMA 对铜绿微囊藻生理特性的影响. 中国环境科学，27:377-381.

李锋民，胡洪营，种云霄，门玉洁，郭美婷. 2007b. 2-甲基乙酰乙酸乙酯对藻细胞膜和亚显微结构的影响. 环境科学，28:1 534-1 538.

刘丽，胡江春，王书锦. 2004a. 繁茂膜海绵中两株放线菌的生物学特性及其鉴定. 氨基酸和生物资源，26:1-4.

刘丽，胡江春，王书锦. 2004b. 抗稻瘟病菌的海绵放线菌 Hmp-S14 的生物学特性及其鉴定. 沈阳农业大学学报，35:16-19.

南春容，张海智，董双林. 2004. 孔石莼水溶性抽提液抑制 3 种海洋赤潮藻的生长. 环境科学学报，24:702-706.

孙文浩，俞子文，余叔文. 1988. 水葫芦对藻类的克制效应. 植物生理学报，14:294-300.

孙文浩，俞子文，邰根福，余叔文. 1990. 凤眼莲无菌苗培养及其克藻效应. 植物生理学报，16:301-305.

孙文浩，余叔文，杨善元，赵秉文，俞子文，吴厚铭，黄胜余，唐崇实. 1993. 凤眼莲根系分泌物中的克藻化合物. 植物生理学报，19:92-96.

田志佳. 2009. 大型海藻化感物质对短裸甲藻的抑制作用. 中国海洋大学硕士学位论文.

王长云,刘海燕,邵长伦,王亚楠,李亮,管华诗. 2008. 软珊瑚和柳珊瑚化学防御物质研究进展. 生态学报,28:2 320-2 328.

王悠,俞志明,宋秀贤,张善东. 2006. 共培养体系中石莼和江蓠对赤潮异湾藻生长的影响. 环境科学,27:246-252.

吴萍,俞志明. 2007. 吉米奇表面活性剂改性黏土治理赤潮研究. 环境科学,28:80-86.

吴晓辉,张兵之,邓平,张胜花,吴振斌. 2007. 马来眼子菜化感作用对斜生栅藻同工酶的影响. 武汉植物研究,25:479-483.

吴小平,张平静. 2006. 发酵稻草抑藻机理研究. 生态环境,15:20-22.

鲜启鸣,陈海东,邹惠仙,尹大强,龚惠娟,曲丽娟. 2005. 四种沉水植物的克藻效应. 湖泊科学,17:75-80.

鲜启鸣,陈海东,邹惠仙,尹大强. 2006. 沉水植物中挥发性物质对铜绿微囊藻的化感作用. 生态学报,26:3 349-3 354.

徐年军,严小军. 2006. 海洋微生物的化学生态学研究进展. 应用生态学报,17:2 436-2 440.

杨斌,董俊德,吴军,王友绍,王汉奎,龙丽娟. 2007. 浮游植物的化感作用. 生态学报,27:1 619-1 626.

杨善元,俞子文,孙文浩,赵秉文,余叔文. 1992. 凤眼莲根系中抑藻物质分离与鉴定. 植物生理学报,18:399-402.

俞子文,孙文浩,郭克勤,余叔文. 1992. 几种高等水生植物的克藻效应. 水生生物学报,16:1-7.

张建辉,夏新,刘雪芹,王明翠. 2002. 赤潮研究的现状与展望. 中国环境监测,18:20-25.

张培玉,蔡恒江,肖慧,于娟,冯蕾,唐学玺. 2006. 孔石莼与 2 种海洋微藻的胞外滤液交叉培养研究. 海洋科学,30:1-4.

周名江,于仁成. 2007. 有害赤潮的形成机制、危害效应与防治对策. 自然杂志,29:72-77.

Alamsjah M. A. ,Hirao S. ,Ishibashi F. ,Fujita Y. 2005. Isolation and structure determination of algicidal compounds. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*,69:2 186-2 192.

Aliotta G. ,Greca N. D. ,Monaco P. 1990. In vito algal growth inhibition by phytotoxins of *Typha latifolia* L. *Journal of Chemical Ecology*,16:2 637-2 646.

Aliotta G. ,Molinaro A. ,Monaco P. ,Pinto G. ,Previtera L. 1992. Three biologically active phenylpropanoid glucosides from *Myriophyllum verticillatum*. *Phytochemistry*,31:109-111.

Assmann M. ,Van Soest R. W. M. ,Kock M. 2001a. New antifeedant bromopyrrole alkaloid from Caribbean sponge *Stylissa caribica*. *Journal of Natural Products*,64:1 345-1 347.

Assmann M. ,Zea S. ,Kock M. 2001b. Sventrin,a new bromopyrrole alkaloid from the Carbbean sponge *Agelas sventres*. *Journal of Natural Products*,64:1 593-1 595.

Berger J. ,Schager L. M. 2003. Allelopathic activity of *Chara aspera*. *Hydrobiologia*,501:109-115.

Burgos N. R. ,Talbert R. E. ,Kim K. S. ,Kuk Y. I. 2004. Growth inhibition and root ultrastructure of cucumber seedlings exposed to allelochemicals from rye(*Secale cereale*). *Journal of Chemical Ecology*,30:671-689.

Cangiano T. ,Della Greca M. ,Fiorentino A. ,Isidori M. ,Monaco P. ,Zarrelli A. 2001. Lactone diterpenes from the aquatic plant *Potamogeton natans*. *Phytochemistry*,56:469-473.

Cangiano T. ,Della Greca M. ,Fiorentino A. ,Isidori M. ,Monaco P. ,Zarrelli A. 2002. Effect of entlabdane diterpenes from Potamogetonaceae on *Selenastrum capricornutum* and other aquatic organisms. *Journal of Chemical Ecology*,28:1 091-1 102.

Choi C. , Bareiss C. , Walenciak O. , Gross E. M. 2002. Impact of polyphenols on the growth of the aquatic herbivore *Acentria ephemerella* (Lepidoptera : Pyralidae) . *Journal of Chemical Ecology*, 28 : 2 223-2 235.

Choo K. S. , Snocijs P. , Pedersen M. 2004. Oxidative stress tolerance in the filamentousgreen algae *Cladophora glomerata* and *Enteromorpha ahlneriana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*,298 :111-123.

Crawford S. A. 1977. Chemical, physical and biological changes associated with Chara succession in farm ponds. *Hydrobiologia*. 55 :209-217.

Dayan F. E. , Watson S. B. , Galindo J. C. G. . Hernandez A. , Dou J. , Mcchesney J. D. , Duke S. O. 1999. Phytotoxicity of quassinoids : physiological responses and structural requirements. *Pesticide Biochemistry and Physiology*,65 :15-24.

Della Greca, M. , Fiorentino, A. , Monaco, P. , Pollio, A. , Previtera, L. , Zarrelli A. 2000. Dihydrophenanthrene and phenanthrene mimics of natural compounds-synthesis and antialgal activity. *Journal of Chemical Ecology*,26 :587-600.

Della Greca M. , Fiorentino A. , Monaco P. , Pinto G. , Previtera L. , Zarrelli A. 2001. Synthesis and antialgal activity of dihydrophenanthrenes and phenanthrenes II: Mimics of naturally occurring compounds in *Juncus effuses*. *Journal of Chemical Ecology*,27 :257-271.

Dodds W. K. 1991. Community interactions between the filamentous alga *Cladophora glomerata* (L.) Kützing, its epiphytes, and epiphyte grazers. *Oecologia*,85 :572-580.

Doshida J. , Hasegawa H. , Onuki H. , Shimidzu N. 1996. Exophilin A, a new antibiotic from a marine microorganism *Exophiala pisciphila*. *The Journal of Antibiotics*(Tokyo) ,49 :1 105-1 109.

Etchegaray A. , Rabello E. 2004. Algicide production by the filamentous cyanobacterium *Fischerella sp*. CENA 19. *Journal of Applied Phycology*,16 :237-243.

Epifanio R. A. , Maia L. F. , Pawlik J. R. , Fenical W. 2007. Antipredatory secosterols from the octocoral *Pseudopterogorgia americana*. *Marine Ecology Progress Series*,329 :307-310.

Fistarol G. O. , Legrand C. , Selander E. , Hummert C. Stolte W. , Graneli E. 2004. Allelopathy in *Alexandrium* spp. : effect on a natural plankton community and on algal monocultures. *Aquatic Microbial Ecology*,35 :45-56.

Forsberg C. , Kleivcn S. , Willen T. 1990. Absence of allelopathic effects of Chara on phytoplankton in situ. *Aquatic Botany*,38 :289-294.

Friebe A. , Roth U. , Kuck P. , Schnabl H. , Schulz M. 1997. Effects of 2 ,4-dihydroxy-1 ,4- benzoxazin-3-oncs on the activity of plasma membrane H^+-ATPase. *Phytochemistry*,44 :979-983.

Gallardo-Williams M. T. , Martin D. F. 2002. Phytotoxic compounds from *Typha domingensis* P. //Inderjit, Mallik A. U. *Chemical Ecology of Plants: Allelopathy in Aquatic and Terrestrial Ecosystems*. Berlin: Birkhauscr Verlag,57-72.

Galindo J. C. G. , Hernández A. , Dayan F. E. , Tellez M. R. , Macíasa F. A. , Paul R. N. , Duke S. O. 1999. Dehydrozaluzanin C, a natural sesquiterpenolide, causes rapid plasma membrane leakage. *Phytochemistry*,52 :805-813.

Grace J. B. , Wetzel R. G. 1978. The production biology of Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.) : a review. *Journal of Aquatic Plant Management*, 16 :1-11.

Greca M. D. , Monaco P. , Previtera L. , Aliotta, G. , Pinto G. , Pollio A. 1989. Allelochemical activity of

phenylpropanes from *Acorus gramineus*. *Phytochemistry*, 28:2 319-2 322.

Greca M. D., Mangoni L., Molinaro A., Monaco P., Previtera L. 1990. (20*S*)-4-alpha-methyl-24-methylenecholest-7-en-3 beta-ol, an allelopathic sterol from *Typha latifolia*. *Phytoche-mistry*, 29: 1 797-1 798.

Greca M. D., Ferrara M., Fiorentino A., Monacol P., Previtera L. 1998. Antialgal compounds from *Zantedeschia aethiopica*. *Phytochemistry*, 49:1 299-1 304.

Gross E. M., Sütfeld R. 1994. Polyphenols with algicidal activity in the submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* L. *Acta Horticulture*, 381:710-716.

Gross E. M., Meyer H., Schilling G. 1996. Release and ecological impact of algicidal hydrolysable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. *Phytochemistry*, 41:133-138.

Gross E. M. 1999. Allelopathy in benthic and littoral areas: Case studies on allelochemicals from benthic cyanobacteria and submersed macrophytes//Inderjit, Dakshini K. M. M., Foy C. L. *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions*. Boca Raton: CRC Press, 179-199.

Gross E. M. 2000. Seasonal and spatial dynamics of allelochemicals in the submersed macrophyte *Myriophyllum spicatum* L. *Verhandelingen Internationale Vereinigung Limnologie*, 27:2 116-2 119.

Gross E. M, Erhard D., Ivanyi E. 2003. Allelopathic activity of *Ceratophyllum demersum* L. and *Najas marina ssp*. intermedia (Wolfgang) *Casper*. *Hydrobiologia*, 506:583-589.

Hay M. E. 1996. Marine chemical ecology: what's know and what's next? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 200:103-134.

He C. Q., Wang C. K. 2001. Allelopathic effect of *Acorus tatarinowii* upon algae. *Journal of Environmental Sciences*, 13:481-484.

Hong Y., Hu H. Y., Xie X. and Li F. M. 2008. Responses of enzymatic antioxidants and non-enzymatic antioxidants in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to the allelochemical ethyl 2-methyl acetoacetate (EMA) isolated from reed (*Phragmites communis*). *Journal of Plant Physiology*, 165:1 264-1 273.

Inderjit, Duke S. O. 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta*, 217:529-539.

Inderjit, Nilson E. T. 2003. Bioassay and field studies for allelopathy in terrestrial plants: progress and problems. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22:221-238.

Jasser I. 1994. Influence of *Ceratophyllum demersum* on phytoplankton community in experimental conditions. *Verhandelingen Internationale Vereinigung Limnologie*, 25:2 291-2 295.

Jasser I. 1995. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia*, 306:21-32.

Jeong J. H., Jin H. J., Sohn C. H., Suh K. H. and Hong Y. K. 2000. Algicidal activity of the seaweed *Corallina pilulifera* against red tide microalgae. *Journal of Applied Phycology*, 12:37-43.

Jin Q., Dong S. L. 2003. Comparative studies on the allelopathic effects of two different strains of *Ulva pertusa* on *Heterosigma akashiwo* and *Alexandrium tamarense*. *Journal of Experimental Marine Bioligy and Ecology*, 293:41-55.

Jin Z. H., Zhuang Y. Y., Dai S. G., Li T. L. 2003. Isolation and identification of extracts of *Eichhornia crassipes* and their allelopathic effects on algae. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 71:1 048-1 052.

Kelman D., Benayahu Y., Kashman Y. 1999. Chemical defencc of the soft coral *Pareythopodium fulvum*

(Forskal) in the Red Sea against generalist reef fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 238: 127-137.

Kim J., Choi J. S., Kang S. E., Cho J., Jin H., Chun B., Hong Y. 2004. Multiple allelopathic activity of the crustose coralline alga *Lithophyllum yessoense* against settlement and germination of seaweed spores. *Journal of Applied Phycology*, 16: 175-179.

Koh E. G. L. 1997. Do scleractinian corals engage in chemical warfare against microbes? *Journal of Chemical Ecology*, 23: 379-398.

Koh L. L., Goh N. K. C., Chou L. M., Tan Y. W. 2000. Chemical and physical defenses of Singapore gorgonians (*Octocorallia*: *Gorgonacea*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251: 103-115.

Körner S., Nicklisch A. 2002. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes. *Journal of Phycology*, 38: 862-871.

Kong C. H., Wang P., Zhang C. X., Zhang M. X., Hu F. 2006. Herbicidal potential of allelochemicals from *Lantana camara* against *Eichhornia crassipes* and the alga *Microsystis aeruginosa*. *Weed Research*, 46: 290-295.

Kulshretha M., Gopal B. 1983. Allelopathic influence of *Hydrilla verticillata* (L. F.) Royle on the distribution of *Ceratophyllum* species. *Aquatic Botany*, 16: 207-209.

Li F. M., Hu H. Y. 2005a. Allelopathic effects of different macrophytes on the growth of *Micrcystis aeruginosa*. *Allelopathy Journal*, 15: 145-152.

Li F. M., Hu H. Y. 2005b. Isolation and characterization of a novel antialgal allelochemical from *Phragmites communis*. *Applied and Environmental Microbiology*, 71: 6 545-6 553.

McNaughton S. J. 1968. Autotoxic feedback in relation to germination and seedling growth in *Typha latifolia*. *Ecology*, 49: 367-369.

Mitova M., Popov S., De Rosa S. 2004. Cyclic peptides from a Ruegeria strain of bacteria associated with the sponge *Suberites domuncula*. *Journal of Natural Products*, 67: 1 178-1 181.

Mjelde M., Faafeng B. A. 1997. *Ceratophyllum demersum* hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide range of phosphorus concentrations and geographical latitude. *Freshwater Biology*, 37: 355-365.

Mulderij G., Van Donk E., Roelofs J. G. M. 2003. Differential sensitivity of green algae to allelopathic substances from *Chara*. *Hydrobiologia*, 491: 261-271.

Nagai K. J., Kamigiri K., Arao N., Suzumura K. I., Kawano Y. H., Yamaoka M. K., Zhang H. P., Watanabe M. S., Suzuki K. 2003. YM-266183 and YM-266184, novel thiopeptide antibiotics produced by bacillus cereus isolated from a marine sponge: Ⅰ. Taxonomy, fermentation, isolation physicochemical properties and biological properties. *The Journal of Antibiotics (Tokyo)*, 56: 123-128.

Nagayama K. K., Shibata, T. Y., Fujimoto K., Honjo T., Nakamura T. S. 2003. Algicidal effect of phlorotannins from the brown alga *Ecklonia kurome* on red tide microalgae. *Aquaculture*, 218: 601-611.

Nakai S., Hosomi M., Okada M. and Murakami A. 1996. Control of algal growth by macrophytes and macrophyte-extracted bioactive compounds. *Water Science and Technology*, 34: 227-235.

Nakai S., Inoue Y., Hosomi M., Murakami A. 1999. Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophyte. *Water Science and Technology*, 39: 47-53.

Nakai S., Inoue Y., Hosomi M., Murakami A. 2000. *Myriophyllum spicatum*-released allelopathic poly-

phenols inhibiting growth of blue-green algae *Microcystis aeruginosa*. *Water Research*, 34: 3 026-3 032.

Nakai S. ,Inoue Y. ,Hosomi M. 2001. Algal growth inhibition effects and inducement modes by plant-producing phenols. *Water Research*,35:1 855-1 859.

Nan C. R. ,Zhang H. Z. ,Lin S. Z. ,Zhao G. Q. ,Liu X. Y. 2008. Allelopathic effects of *Ulva lactuca* on selected species of harmful bloom-forming microalgae in laboratory cultures. *Aquatic Botany*, 89: 9-15.

Planas D. ,Sarhan F. ,Dube L. ,Godmaire H. 1981. Ecological significance of phenolic compounds of *Myriophyllum spicatum*. *Verhandelingen Internationale Vereinigung Limnologie*, 21:1 492-1 496.

Saito K. ,Matsumoto M. ,Sekine T. ,Murakoshi I. 1989. Inhibitory substances from *Myriophyllum brasiliense* on growth of blue-green algae. *Journal of Natural Product*,52:1 221-1 226.

Sand-Jensen K. 1990. Epiphyte shading - its role in resulting depth distribution of submerged aquatic macrophytes. *Folia Geoboanica Phytotax*,25:315-320.

Scheffer M. ,Hosper S. H. ,Meijer M. L. ,Moss B. ,Jeppesen E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*,8:275-279.

Schmitt C. K. ,Meysick K. C. ,O'brien A. D. 1999. Bacterial toxins friends or foes? *Emerging Infectious Diseases*,5:1-6.

Smith C. S. ,Barko J. W. 1990. Ecology of *Eurasian watermilfoil*. *Journal of Aquatic Plant Management*, 28:55-64.

Smolders A. J. P. ,Vergeer L. H. T. ,van der Velde G. ,Roelofs J. G. M. 2000. Phenolic contents of submerged,emergent and floating leaves of aquatic and semi-aquatic macrophyte species: why do they differ? *Oikos*,91:307-310.

Sütfeld R. ,Petereit F. ,Nahrstedt A. 1996. Resorcinol in exudates of *Nuphar lutea*. *Journal of Chemical Ecology*,22:2 221-2 231.

Suzuki M. ,Wakana I. ,Denbon T. ,Tatewaki M. 1996. An allelopathic polyunsaturated fatty acid from red algae. *Phytochemistry*,43:63-65.

Suzuki Y. ,Takabayashi T. ,Kawaguchi T. ,Matsunaga K. 1998. Isolation of allelopathic substance from the crustose coralline algae,*Lithophyllum* spp. ,and its effect on the brown algae,*Laminaria religieda* miyabe(Phaeophyta). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*,225:69-77.

Suzumura K. I. ,Yokoi T. ,Funatsu M. ,Nagai K. J. ,Tanaka K. ,Zhang H. P. ,Suzuki K. 2003. YM-266183 and YM-266184,novel thiopeptide antibiotics produced by bacillus cereus isolated from a marine sponge: Ⅱ. Structure elucidation. *The Journal of Antibiotics(Tokyo)*,56:129-134.

Szczepanska W. 1987. Allelopathy in helophytes. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft,Ergebnisse der Limnologie*, 27:173-179.

Titlyanov E. A. ,Yakovleva I. M. ,Titlyanova T. V. 2007. Interaction between benthic algae(*Lyngbya bouillonii*,*Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*,342:282-291.

van den Berg M. S. ,Coops H. ,Meijer M. L. ,Scheffer M. ,Simons J. 1998. Clear water associated with a dense Chara vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer,The Netherlands// Lakes Jeppesen E. ,Sondergaard M. ,Sondergaard M. ,Christoffersen K. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes*. New York:Springer,339-352.

van Donk E. , van de Bund W. J. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany*, 72: 261-274.

Wang C. Y. , Liu H. Y. , Shan C. L. , Wang Y. A. , Li L. , Guan H. S. 2008. Chemical defensive substances of soft corals and gorgonians. *Acta Ecologica Sinica*, 28: 2 320-2 328.

Wang R. J. , Xiao H. , Wang Y, Zhou W. L. , Tang X. X. 2007. Effects of three macroalgae, *Ulva linza* (Chlorophtta), *Corallina pilulifera* (Rhodophyta) and *Sargassum thunbergii* (Phaeophyta) on the growth of the red tide microalga *Prorocentrum donghaiense* under laboratory conditions. *Journal of Sea Research*, 58: 189-197.

Wang Y. , Yu Z. M. , Song X. X. , Tang X. X. , Zhang S. D. 2007. Effects of macroalgae *Ulva pertusa* (Chlorophyta) and *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta) on growth of four species of bloom-forming dinoflagellates. *Aquatic Botany*, 86: 139-147.

Wang Z. Y. , Tian Z. J. , Li F. M. 2008a. Allelopathic effects of large seaweeds on red tide dinoflagellate *Gymnodinium breve*. *Allelopathy Journal*, 22: 181-188.

Wang Z. Y. , An Z. , Li F. M. 2008b. Allelopathic inhibition of five macroalgal extracts on red tide microalgae *Skeltonema costatum*. *Frontiers of Environmental Science & Engineering in China*, 2: 297-305.

Weisner S. E. B. , Strand J. A. , Sandsten H. 1997. Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. *Oecologia*, 109: 592-599.

Wilson D. M. , Puyana M. , Fenical W. , Pawlik R. J. 1999. Chemical defense of the caribbean reef sponge *Axinella corrugata* against predatory fishes. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 2 811-2 823.

Wium-Andersen S. , Anthoni U. , Christophersen C. 1982. Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos*, 39: 187-190.

Wium-Andersen S. , Anthoni U. and Houen G. 1983. Elemental sulphur, a possible allelopathic compound from *Ceratophyllum demersum*. *Phytochemistry*, 22: 2 613.

Wium-Andersen S. 1987. Allelopathy among aquatic plants. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft, Ergebnisse der Limnologie*, 27: 167-172.

Xian Q. M. , Chen H. D. , Zou H. X. , Yin D. Q. 2005. Allelopathic activity and nutrient competition between *Ceratophyllum demersum* and *Microcystis aeruginosa*. *Allelopathy Journal*, 19: 227-232.

Xian Q. M. , Chen H. D. , Liu H. L. , Zou H. X. , Yin D. Q. 2006a. Isolation and identification of antialgal compounds from the leaves of *Vallisneria spiralis* L. by activity-guided fractionation. *Environmental Science and Pollution Research*, 13: 233-237.

Xian Q. M. , Chen H. D. , Zou H. X. , Yin D. Q. 2006b. Chemicals composition of essential oils of two submerged macrophytes: *Ceratophyllum demersum* L. and *Vallisneria spiralis* L. *Flavour and Fragrance Journal*, 21: 524-526.

Zhang M. X. , Ling B. , Kong C. H. , Liang G. W. , Dong Y. Z. 2005. Allelopathic effect of Lantana (*Lantana camara*) extracts on growth of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Allelopathy Journal*, 15: 125-130.

后 记

十年一瞬间

从接受编辑邀请到提交书稿给出版社历时16个月,而我自1993年无意识地接触化学生态学到现在也刚好16年了,这似乎是冥冥之中的定数。其实,我真正对化学生态学的认知是在1998年郑州的全国第三届化学生态学学术研讨会上,此次会议是中国生态学会化学生态学专业委员会1992年在上海成立后的全国同行再次聚会(期间北京同行有过一次小聚,算作是全国第二届化学生态学学术研讨会),虽然会议规模很小,但这次会议却成为中国化学生态学和我个人事业的分水岭。在这次会议上我第一次见到杜家纬先生,我们一见如故,研究兴趣及个性相近,这么多年一直得到先生的鼓励和关照,也与先生一同经历着中国化学生态学发展的艰难和喜悦。也正是这次会议使我坚定了自己的追求,会后我即脱离官场、商场,开始了艰难的学术回归之路。1999年毅然远渡重洋修炼化学生态学,回国后踌躇满志,并深得华南农业大学庞雄飞院士的支持和教诲,学术灵感和论著厚积薄发。2002年与庞先生一同去昆明出席全国第四届化学生态学学术研讨会,并取得2005年全国第五届化学生态学学术研讨会承办权。非常不幸的是,没有等到全国第五届化学生态学学术研讨会召开,庞雄飞院士就于2004年春永远地离开了他所钟爱的科学事业,离开了他晚年所创立的化学生态学——植物保护剂的理论与实践。庞先生病重期间仍念念不忘中国的化学生态学发展壮大,嘱托一定要办好全国第五届化学生态学学术研讨会。2005年5月在珠海召开的全国第五届化学生态学学术研讨会以浓厚的学术气氛和空前的人数规模表达了对庞雄飞院士的敬意和怀念。此后2007年杭州的全国第六届化学生态学学术研讨会和2008年北京的全国第七届化学生态学学术研讨会,学术水平和人数规模更是成倍增加,中国的化学生态学走上了快车道。当今的中国化学生态学与十年前相比发生了很大变化,全国化学生态学学术研讨会不再是十年前的寥寥数十人的会议,也不再是4~5年召开一次,而是2年甚至1年召开一次了,学术成果和青年才俊更是不断涌现,在国际上的影响也愈来愈大。庞雄飞院士的在天之灵可以安息,杜家纬先生可以在品茶谈笑中点评化学生态学了。十年一瞬间,酸甜苦辣,世道沧桑也只有亲历者才能品味。

我与娄永根博士也是在1998年郑州的全国第三届化学生态学学术研讨会上结识的,2001年我回国后第一次出席在黄山举行的21世纪生态学前沿论坛(也正

是这次会议上结识的梁文举研究员和张福锁教授，造化了我这辈子与中国科学院沈阳应用生态研究所和中国农业大学的缘分），会后顺道去杭州看看永根的实验室，记得两个当时还算“年轻的博士”坐在西湖边一边悠闲地喝茶一边畅谈化学生态学，其中就有联手写国内第一本《化学生态学》的计划，约定将来某一天在西湖边喝茶修改书稿。可很快北京大学李绍文先生出版了《生态生物化学》，阎凤鸣教授也出版了《化学生态学》，我们写书的计划就此搁浅。随后永根远赴德国马普化学生态研究所做博士后，我也不再理会华南农业大学的是非恩怨北上中国科学院沈阳应用生态研究所继续自己的学术回归之路。这些年，我们两人也经常见面，谈项目、谈论文、谈研究，可就再也没提写《化学生态学》书稿的事，更是没能到西湖边悠闲地喝茶。即便是这次我们还约定阳春三月到西湖一起修改本书稿，可永根忙于973项目申请答辩，我要应对中国科学院“百人计划”项目结题验收，直到稿件交给出版社也没能在西湖喝茶统稿。唉，我们这样的年龄、这样的时代！不知何时才能真正地潜心著书立说、教书育人，同行见面少谈人事和经费，多谈学问和学科发展。

2008年3月高等教育出版社李冰祥编审邀请我编写《化学生态学》，第一反应就是没有时间和精力而谢绝，李编辑坚持并建议组织国内同行先编写一本《化学生态学前沿》，我一是感到难当此重任，二是担心众人编写的书稿水平参差不齐。犹豫之中征求永根的意见，永根建议先联系一下同行再定，想不到国内同行热烈响应，这样我们就决定组稿编写此书。担心的事总是要发生的，一些作者拖稿、部分稿件显然出自研究生的习作，这样就增加了评审和编辑的工作量，少数稿件最后不得不退稿处理（在此再次请这些作者谅解）。即使这样，书稿肯定还有许多问题甚至错误，衷心希望读者发现后及时批评指正。

本书各章编排按研究对象昆虫、动物、植物－昆虫、植物、微生物和综合的化学生态学为序，各章间既有关联也相对独立，一些章重点阐述国内外最新进展，一些章则侧重于化学生态学基础。编辑过程中，我们尽可能地减少重复的内容，统一术语和基本概念，但由于撰稿人较多、专业背景和文笔各异，书稿很难在学术水平、文字表述和观点看法等方面达成一致，只能请读者谅解了。

这本书的顺利出版发行得到了许多前辈和单位的大力相助：

李绍文先生，我是在读着先生20世纪80年代在《生态学杂志》上关于化学生态学知识连载介绍进入这一领域的，当此次组稿无人能撰写除昆虫外动物的化学生态学内容而求教于先生时，先生欣然撰写了动物信息素一章，并第一个提交稿件，令我辈汗颜！

冯宗炜院士，50年前就提出了杉木人工纯林地力衰退的毒性机理假说，但由于当时的历史条件和研究手段的限制，没有能够从土壤当中直接分离鉴定出产生自毒作用的次生物质。我一到中国科学院冯先生就教导我解决这一问题，并关注我们的每一个进展。对于这本书稿，先生不仅提出了有益的建议，而且写出了非常有见地的“化学生态学是现代生态学的一个重要分支学科”的序言，这无疑提升了

本书的学术价值。

国家自然科学基金委，我本人和这本书的绝大多数撰稿人的研究工作都是在国家自然科学基金资助下完成的，可以说没有国家自然科学基金委长期不懈的资助，我们的研究工作不可能坚持，中国的化学生态学也就难以发展壮大。

在当前学术图书出版十分困难的环境下，高等教育出版社仍资助学术图书的出版，是非常难能可贵的。感谢李冰祥博士和张晓晶编辑等，在书稿的立项、编辑和排印等方面付出了辛勤的劳动。

这十年不仅是中国化学生态学发展壮大的十年，也是我个人事业走向成熟的十年，借此机会我要感谢中国科学院在我事业关键的阶段及时提供财力、物力和人力，使得我可以在化学生态学领域一展身手，在中国科学院的5年岁月将成为我永远的财富。特别感谢中国农业大学陈章良校长和张福锁教授给我提供了人生事业的最后归宿，我将竭尽所能不让领导和同行失望，更要给自己一个交代。最后还要感谢华南农业大学陈晓阳校长和中国科学院沈阳应用生态研究所何兴元和韩兴国所长，他们的理解和帮助，使我可以毫无后顾之忧地在中国农业大学继续我的事业。

人生苦短，十年一瞬，我和娄永根博士只能在化学生态学领域再搏十年了，但化学生态学永恒。毫无疑问，未来十年一定有更多高质量的化学生态学著作和成果问世，中国的化学生态学理论与实践必将达到新的高度！

孔垂华

2009年7月7日于北京中国农业大学



郑 重 声 明

反盗版举报电话:(010)58581897/58581896/58581879

反盗版举报传真:(010)82086060

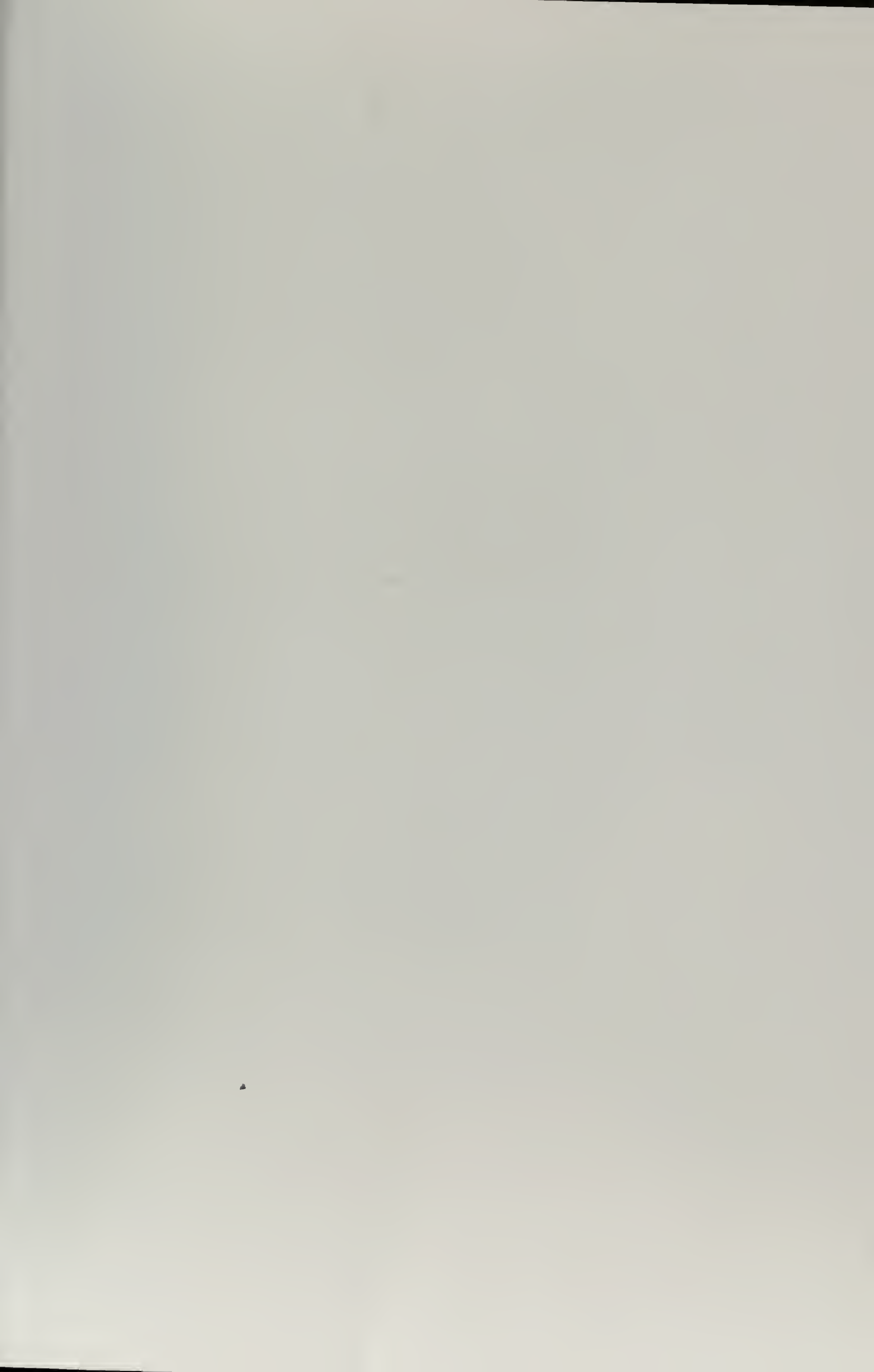
E - mail:dd@hep.com.cn

通信地址:北京市西城区德外大街4号

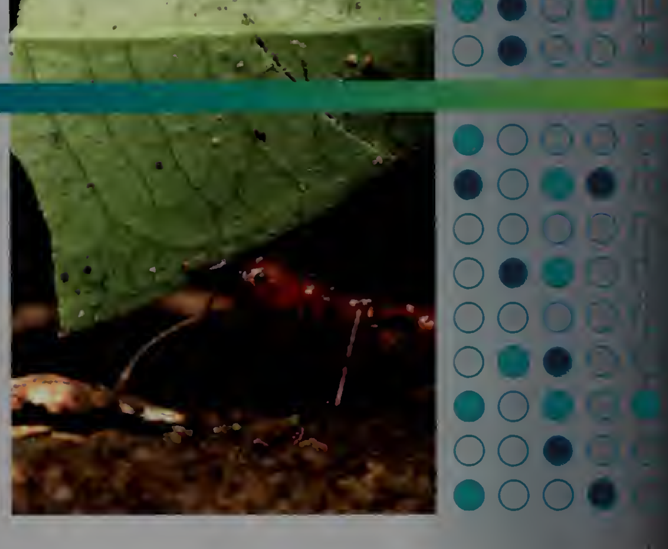
高等教育出版社打击盗版办公室

邮　　编:100120

购书请拨打电话:(010)58581118




Frontiers of
Chemical Ecology




ISBN 978-7-04-028825-4
9 787040 288254 >

定价 69.00 元